

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Zürich

(Direktor: Prof. Dr. W. R. Hess)

Gleichgewichtsorgan und Augenmuskelsystem im Lichte der Koordinationslehre

Ein Beitrag zum Organisationsproblem der Motorik

Habilitationsschrift

zur Erlangung der Venia legendi
der Medizinischen Fakultät der Universität Zürich

vorgelegt von

Dr. WERNER P. KOELLA

von ZÜRICH

Oberassistent am Physiologischen Institut

Ausgegeben am 31. März 1950



Aus dem Physiologischen Institut der Universität Zürich (Dir.: Prof. Dr. W. R. Hess)

Gleichgewichtsorgan und Augenmuskelsystem im Lichte der Koordinationslehre

Ein Beitrag zum Organisationsproblem der Motorik

Von

WERNER KOELLA (Zürich)

Oberassistent am Physiologischen Institut

(Mit 27 Abbildungen im Text)

Inhaltsübersicht

Einleitung	2
Von den Reflexbewegungen der Augen	12
Experimenteller Teil	21
Methodik	22
1. Drehapparatur	22
2. Versuchstier	24
3. Registriereinrichtung	25
4. Kritik der Methode	29

Resultate	31
1. Der Nachnystagmus bei postrotatorischen Lageänderungen des Versuchstieres	31
2. Der Einfluss propriozeptiver Halsreflexe auf den Nachnystagmus	35
3. Der Einfluss von Stellungsänderungen des Kopfes auf den Nachnystagmus	38
4. Das Verhalten des Andrehnystagmus bei Drehungen um nicht lotrechte Achsen	42
Die Lage der Schlagebene als Funktionserfolg eines gelenkten Reflexes	55
Zusammenfassung	68
Anhang	70
Literaturverzeichnis	72

«In der lebendigen Natur geschieht nichts, was nicht in einer Verbindung mit dem Ganzen stehe, und wenn uns die Erfahrungen nur isoliert erscheinen, wenn wir die Versuche nur als isolierte Fakta anzusehen haben, so wird dadurch nicht gesagt, dass sie isoliert seien.»
 GOETHE.

Einleitung

Betrachten wir den aufrechten Gang unserer Mitmenschen, vielleicht den übermütigen Lauf eines kleinen Jungen, den sicheren Tritt eines Bergsteigers oder das abgemessene Schreiten einer Wasserträgerin, so werden wir immer wieder aufs neue gefangen sein von der Sicherheit, Natürlichkeit und — besonders im letzten Falle — von der Harmonie der Bewegungen. Nur zu oft aber wird der menschliche Gang als Selbstverständlichkeit hingenommen und es wird übersehen, dass diese «Alltäglichkeit» eine hervorragende motorische Leistung unseres Organismus darstellt. Dasselbe gilt auch im Tierreich, wenn wir beobachten, mit welcher Leichtigkeit ein Vierfüßler seinen Körper vorwärts bewegt, wie sicher der Vogel seinen Flug beherrscht und wie geschickt sich das Wassertier, zum Beispiel eine Robbe, in seinem Elemente tummelt. Jede Bewegung der Extremitäten und des Rumpfes ist so ausgerichtet und angepasst, dass sie sich in das Gesamtgeschehen der Motorik einfügt und ein wichtiges, unterstützendes Glied des Bewegungskomplexes bildet. Betrachten wir schliesslich noch zwei weitere Beispiele menschlicher Bewegungskunst: das Spiel eines Klaviervirtuosen oder das Phänomen der Sprache, so können wir uns eine Vorstellung machen von der Leistungsfähigkeit, Vielseitigkeit und Präzision der Motorik, sei es

im Dienste der Lokomotion, einer andern Ziel- und Zweckbewegung, sei es für die Mitteilung von Gedankeninhalten oder Stimmungen an unsere Umwelt.

Bewegung ist Ortsverschiebung von Massen; Auslösung, Abbremsen von Bewegungen, sowie Richtungsänderungen sind Folge einer Einwirkung von Kräften. Das Newtonsche Axiom — Kraft gleich Masse mal Beschleunigung — hat in der belebten Welt seine Gültigkeit so gut wie in der unbelebten. — Die Kräfte, die auf den tierischen Organismus einwirken, sind verschiedener Natur: einerseits spezifisch biologische, andererseits solche, die wir auch in nicht biologischen Systemen antreffen. Was letztere anbelangt, so denken wir zunächst an die Schwerkraft, die durch das Gravitationsfeld bedingt ist, ferner an Trägheitskräfte, an Reibungskräfte und an elastische Kräfte; sie können beschleunigend, bremsend, unterstützend, aber auch störend auf das motorische Geschehen einwirken. Diesen unbelebten Kräften möchten wir die Muskelkräfte gegenüberstellen. Diese, hervorgerufen durch hochspezialisierte kontraktile Elemente, sind es, welche zunächst aktive Lageänderungen einzelner Teile des Organismus bedingen und — in Wechselwirkung mit den genannten «toten» Kräften — die für den tierischen Organismus typischen, der Lebenserhaltung dienenden Bewegungen hervorbringen.

An jeglichem motorischen Geschehen ist — mit wenigen Ausnahmen — eine Vielzahl von Kräften muskulären und nicht muskulären Ursprunges beteiligt. Jede Bewegung ist damit Ausdruck eines dynamischen Gleichgewichtes verschiedener Kräfteeinwirkungen. Wenn eine Bewegung als Summationsphänomen einer Reihe von Einzelvektoren mit der dargelegten Präzision hinsichtlich der Richtung, des Ausmasses und des zeitlichen Ablaufs zustande kommt, dann müssen diejenigen Kräfte, die vom Organismus in ihrem Verhalten beeinflusst werden können und die nicht nur die Bewegung hervorzubringen, sondern auch noch den störenden toten Kräften entgegenzuwirken haben, aufs äusserste koordiniert eingesetzt werden. — Aber nicht nur im Einsatz der motorischen Elemente muss Koordination vorhanden sein. Wenn man sich vergegenwärtigt, wie die schon erwähnten äusseren, toten Kräfte ihre störende Wirkung bei Bewegungen entfalten können und wie viele Bewegungen als sogenannte Korrekturbewegungen darauf abgestimmt sind, bei Änderung z. B. unserer Stellung im Raume oder beim Abweichen von Einzelgliedern von der adäquaten Stellung zu korrigieren oder zu kompensieren, so heisst das nichts anderes, als dass alle diese äusseren Zustandsänderungen, die wiederum auf Einwirkung von Kräften zurückzuführen sind, dem Zentralorgan übermittelt werden. Der Organismus verfügt über ein sensibles System, welches zu jedem Zeitpunkte im Zentralnervensystem, dem Träger der organisierenden Funktion, ein Bild vom momentanen Zustande des Körpers in bezug auf die Stellung der einzelnen Körperteile zueinander entwirft. Dieses sensible System ist die Propriozeptivität. Die Lage des Körpers im Schwerfeld und die Richtung und Grösse anderer Beschleunigungseinwirkungen zu rezipieren und dem Zentralorgan

zu übermitteln, ist Funktion des *Vestibularapparates*. Wir werden weiter unten noch näher darauf einzugehen haben, wie die propriozeptiven und vestibulären Afferenzen neben den reflexauslösenden zentripetalen Nervensignalen beim Hervorbringen einer bestimmten Bewegung, z. B. einer Reflexbewegung, eingegliedert werden müssen. Wir möchten hier lediglich feststellen, dass die Aufgabe des koordinierenden Substrates sich auch auf den *sensiblen Pol* des gesamten motorischen Geschehens erstreckt.

Von solchen Gesichtspunkten ausgehend, kommt man zur Einsicht, dass für einen adäquaten, der Lebenserhaltung dienenden motorischen Erfolg eine Zusammenarbeit der zahlreichen beteiligten Einzelfunktionäre, eine *Koordination* der Einzelmechanismen, die grundlegende Voraussetzung ist. Koordination bedeutet *Ordnung* im Einsatz der zur Verfügung stehenden Mittel. Ordnung kann nur dort sein, wo eine entsprechende *Organisation* zur Verfügung steht. In den Vordergrund tritt somit die Frage nach der Organisation im motorischen Geschehen; die koordinierte Motorik wird zum *Organisationsproblem*, wie dies speziell von W. R. HESS dargelegt worden ist (1941, 44). — Mit den verschiedensten Methoden, sei es im Reizexperiment, sei es durch Ausschaltung einzelner nervöser Substrate, durch Registrierung von elektrischen, die Nervenaktion begleitenden Phänomenen, oder auf Grund rein anatomischer Studien, wurde die Problematik dieser Organisation angegangen. Es konnten auch eine beträchtliche Zahl von Beziehungen zwischen definierten Substraten einerseits und bestimmten Funktionen andererseits klargestellt und damit zum Teil wertvolle Beiträge zur Kenntnis der gröberen morphologischen und funktionellen Struktur der organisierenden Apparate geliefert werden. Ohne die Bedeutung und den grossen Wert einer beträchtlichen Zahl dieser Arbeiten schmälern zu wollen, muss aber konstatiert werden, dass hinsichtlich des Feinbaues, d. h. hinsichtlich der Organisationsprinzipien in der «mikroskopischen» Grössenordnung noch nicht sehr viel gewonnen worden ist. Wohl wissen wir, dass gewisse Hirnteile, z. B. die Basalganglien, das Zwischen- und Mittelhirn und das Kleinhirn für den regelrechten Ablauf der Bewegungen und für die Statik wesentlich sind. Die HESSschen Reizexperimente im Zwischenhirn haben viel dazu beigetragen, unsere Kenntnis um die Organisation besonders der sogenannten extrapyramidalen Motorik, in deren Rahmen dem vestibulären System eine grosse Bedeutung zukommt, zu vertiefen (1948, 47). Durch die elektrischen Reizversuche im Mittelhirn der Forelle, die im hiesigen Institut von AKERT (1949, 3) ausgeführt worden sind, ist zu dieser Problematik besonders in vergleichend-physiologischer Hinsicht ein weiterer wertvoller Beitrag geleistet worden. Und doch ist der Einblick in die Sektoren des ganzen Funktionssystems noch bei weitem nicht vollständig. Jene Vorgänge, welche offenbar die Detailarbeit leisten, um auf Grund einer vollendeten Koordination den Bewegungseffekt mit der bekannten Präzision zustandezubringen, liegen noch im dunkeln. Aus dieser Einsicht heraus, dass mit den heutigen experimentellen Methoden dem Organisationsproblem motorischer Vorgänge offenbar nicht mehr näher zu kommen

ist, suchte HESS nach einem andern Weg, der die herkömmliche, rein experimentelle Technik nicht verwendet: es handelt sich um ein konstruktives Vorgehen. In einem ersten Schritte werden hierfür die Leistungen eines solchen Organisators studiert; man untersucht, zu welchen verschiedenen Bewegungen unter wechselnden, aber definierten Bedingungen die betreffende Apparatur fähig ist. Sind diese Studien abgeschlossen, so kommt nun der zweite, in seiner Art gänzlich neue Schritt, der in der Aufgabe besteht, eine Apparatur (ins Technische übertragen) zu konstruieren, welche unseren Forderungen in organisatorischer Hinsicht entspricht, d. h. alle gefundenen Bewegungstypen hervorzubringen imstande ist.

Ansätze zu solchen konstruktiven Gedankengängen zum Zwecke der Abklärung komplizierterer motorischer Phänomene wurden schon vor längerer Zeit gemacht. So hat MAGNUS (1924, 75), basierend auf den Untersuchungen von UEXKÜLL (1900, 102) und JORDAN (1905, 53) einerseits und von SHERRINGTON (1910, 91) andererseits das Prinzip der Schaltung aufgestellt. MAGNUS ging von der Beobachtung aus, dass beim Spinalhund der sogenannte gekreuzte Patellarsehnenreflex in seinem qualitativen Ablauf eindeutig von der Ausgangsstellung des betreffenden Beines abhängig ist. Ist dieses Bein primär gebeugt, so erfolgt als Reaktion auf einen kurzen Schlag gegen die Kniescheibensehne des Gegenbeines eine Streckung; ist es umgekehrt in gestreckter Ausgangslage, so kommt es zu einer reflektorischen Beugung. Ein ähnliches Phänomen, nämlich einen Einfluss der Ausgangsstellung auf den Reizerfolg, konnte der Autor am Katzenschwanz beobachten; indem dieser bei einem peripher angreifenden Reiz immer nach jener Seite schlägt, auf welcher die Schwanzmuskeln gedehnt sind, ist dies, wie auch das erstgenannte, ein Beispiel, welches die sogenannte UEXKÜLL'sche Regel bestätigen kann; eine Regel, welche auf Beobachtungen an Seesternen und Seeigeln basiert, und welche besagt, dass auf einen reflexauslösenden Reiz immer die gedehnten Muskeln reagieren. Nach MAGNUS werden die «Zentren der gedehnten Muskeln für die nächsten Erregungen eingeklinkt und sprechen bei dem nächstfolgenden Reflex am leichtesten an». «Das hochentwickelte Zentralnervensystem der Säugetiere», so sagt MAGNUS weiter, «ist nun aber keineswegs an diese einfache Regel gebunden.» MAGNUS verweist auf einige weitere Beispiele, welche beweisen, dass es eine grosse Zahl von Schaltungen gibt, welche nicht an die Muskeldehnung gebunden sind. Als solches Beispiel wird der Kratzreflex beim Rückenmarkshund, welcher schon von GOLTZ (1874, 38), FREUSBERG (1874, 37) und SHERRINGTON (1908, 90) untersucht worden war, angeführt. Dieser Kratzreflex hängt bezüglich seiner Ausführung durch das rechte oder linke Hinterbein ebenfalls von einer Reihe von Ausgangsbedingungen ab. So kommt es sehr darauf an, ob das Bein auf der Seite, auf welcher man durch Reiben der Bauchwand den Kratzeffekt auslöst, gestreckt und abduziert oder gebeugt ist. Des weiteren kann der Reflex in seiner Ausführung durch eine bestimmte Seitenlage beeinflusst werden, wobei nach MAGNUS die einseitige Berührung des Tieres mit der Unterlage das Massgebliche ist. Somit kann in diesem Falle die UEXKÜLL-

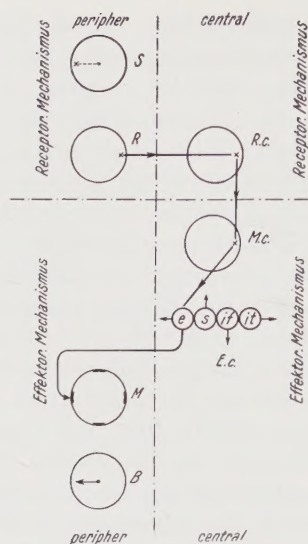


Abb. 1 Schema des Reizweges bei Blickbewegungen: linkes Auge nach links (orientiert nach der Blickrichtung!). Bei x erscheint ein Reizobjekt im temporalen Sehfeld S . Es projiziert sich (optisch) in den nasalen Abschnitt des Rezeptorensystemes R (Retina). Durch Verbindung entsteht ein korrespondierender Erregungsherd der zentralen Vertretung des Rezeptorensystemes Rc . In den Prozess wird einbezogen der richtungsmässig analog organisierte zentrale motorische Richtapparat («Richtfeld») Mc , entsprechend bestehenden Verbindungen auch die zentralen Repräsentanten der Effektoren Ec (= Kerne, bzw. Kern-sektoren der Augenmuskeln; e = R. ext.; s = R. sup.; if = R. inf.; it = R. int.). Es werden Kräfte des Rectus externus, als Glied des Effektorensystems, mobilisiert. Das Auge wendet den Blick nach links und erfasst optisch das Reizobjekt. Dieser Mechanismus spielt nur treffsicher aus primärer Augenstellung, d. h. von Blick geradeaus. Es sind nur die geraden Augenmuskeln berücksichtigt. (Aus Hess, 1941, 44.)

sche Regel keine Bedeutung mehr haben. Die schaltenden Einflüsse gehen nicht von den reflektorisch in Tätigkeit versetzten Muskeln selbst aus, sondern von entfernten Körperstellen. MAGNUS hat mit seiner Auslegung der beschriebenen Phänomene als zentrale Schaltungserfolge eine Grundlage und eine Anregung gegeben für eine erweiterte Forschung in dieser Richtung. Offenlassen musste er aber allerdings die Frage, wo es zur Schaltung kommt und wie man sich die Funktionsweise der Schaltapparate vorzustellen hat.

Hier setzen die Forschungen von HESS ein. Er basiert mit seinen Überlegungen, angeregt durch Untersuchungen der gestörten Augenmotorik, auf jener Blickbewegung, welche die Zuwendung des Sehapparates auf einen primär in der Peripherie des Gesichtsfeldes auftauchenden Punkt zur Folge hat. Betrachtet man z. B. den einfachsten Fall, dass ein leuchtender Punkt (oder ein Schatten) im seitlichen Gesichtsfeld erscheint und dass das Auge sich in Primärstellung (Blick geradeaus) befindet, so ist die Organisation

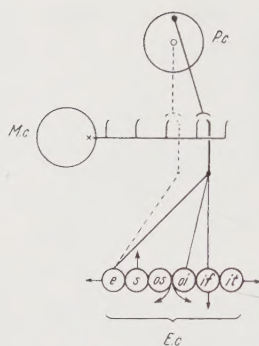


Abb. 3 Motorische Beherrschung des Blickfeldes im Sinne doppelter Mannigfaltigkeit: Schema der auswählenden Reizübertragung (durch Zwischenschaltung eines «Wahlorganes») Mc = motorischer Richtapparat wie in Abb. 1 und 2. Der vom Rezeptorensystem mitgeteilte Impuls hat hier aber durch Aufzweigung des Erregungsträgers potentielle Beziehungen zu mannigfaltigen Muskelkombinationen. Die wahlweise Aktivierung einer bestimmten Potenz ist durch die Position des Augapfels bestimmt. Im Schema ist (wie in Abb. 1) Wendung nach links induziert; die gestrichelte Linie zeichnet den Weg des Impulses bei Primärstellung des Auges; es wird ausschliesslich der Rectus externus mobilisiert. Die ausgezogene Linie zeichnet den Weg des Impulses, wenn der Wendereiz bei aufwärts blickendem Auge auftritt: Der Impuls wird konform der veränderten Zugrichtung des R. ext. verteilt. Seine Hebekomponente wird durch den R. inferior kompensiert, die rotatorische Komponente durch den Obl. inf. (oi). Die Resultante ist nun wieder reine Linkswendung. In Wirklichkeit werden auch die respektiven Antagonisten (reziprok) einbezogen, überhaupt in jedem Falle der Muskelapparat als Ganzes im Sinne einer dynamischen Einheit. Die Effektorrepräsentanten e, s usw. sind durch Pfeile einzeln gekennzeichnet.
(Aus Hess, 1941, 44.)

die reine und zweckentsprechende Seitwärtswendung hervorgerufen hat, wirkt nicht mehr im Sinne reiner Abduktion. Wir werden später noch auf die Abhängigkeit der Zugwirkungen von verschiedenen Bulbusstellungen zurückkommen, wollen aber hier vorausnehmen, dass im konkreten Fall, d. h. bei einer Ausgangsstellung mit Blick nach oben, zur abduzierenden Wirkung des betreffenden Muskels noch eine Hebe- und eine Raddrehkomponente hinzutreten. Würde somit bei Ausgangsstellung mit Blick nach oben bei einem seitlich auftauchenden Objekt sich nur (wie im ersten Falle) der Musculus abducens kontrahieren, so käme eine motorische Fehlleistung zustande. Es muss für eine zweckentsprechende, zielsichere Bewegung, d. h. im konkreten Falle für eine Seitwärtswendung die akzessorische Hebekomponente durch eine Kontraktion des Rectus inferior kompensiert werden; die Raddrehkomponente wird durch eine Kontraktion des Musculus obliquus inferior wettgemacht. Dass diese kompensatorischen Kräfte in ihrem quantitativen Einsatz genauestens abgewogen sein müssen, versteht sich von selbst, ist aber in organisatorischer Hinsicht eine weitere Erschwerung.

Wie diese zusätzlichen Kräfte in das dynamische System eingebaut werden, geht im Sinne einer relativ einfach zu realisierenden Lösung aus Abbildung 3

hervor. Wie man ersieht, ist die Organisation gegenüber früher um ein Glied erweitert worden; es ist ein «Wahlorgan» eingeschaltet. Dieses Wahlorgan, gesteuert durch den Positionsreiz des Bulbus, lenkt die Erregungen des Blickreflexes so, dass die richtige Einstellbewegung zustandekommt. Die so hervorgebrachte Bewegung ist ein gelenkter Reflex. Aus der bis anhin gewonnenen Erkenntnis ergibt sich, dass das Auge, sobald es sich auch nur eine Spur aus der Primärstellung entfernt, den Muskelzügen andere Verhältnisse darbietet, so dass in jedem Augenblick einer Stellungsänderung Verhältnisse vorliegen, wie wir sie im Falle einer Bewegung von einer nicht primären Stellung aus vor uns haben. Es muss in jedem Moment der Augenbewegung, die wir uns aus einzelnen Ruhepunkten zusammengesetzt denken können, die Situation wieder eine neue sein, und jede dieser neuen Situationen muss als «Positionsreiz» dem «wählenden» Zentralorgan wieder mitgeteilt werden. «So kommt es», sagt HESS, «dass aus mechanischen Gründen jede reflektorische Blickbewegung vom Prinzip des dreischenkligen Reflexbogens beherrscht sein muss»; ein dreischenkliger Reflexbogen, wobei zwei Schenkel afferenter Natur sind. Der eine hievon ist als der eigentliche reflexauslösende Schenkel zu betrachten; der andere unterrichtet das Zentralorgan über die jeweilige momentane Lage im Effektorensystem.

Damit ist — auf konstruktivem Wege — eine Apparatur entwickelt, die den Anforderungen in koordinatorischer Hinsicht, wie wir sie auf Grund der Beobachtungen am biologischen Objekt zu stellen haben, gerecht wird. Experimentelle Befunde, dass diese Art der Organisation im biologischen Geschehen realisiert ist, haben — wie weiter oben schon erwähnt — die zahlreichen Untersuchungen bis heute nicht ergeben. Nachdem man aber auf Grund der beschriebenen Konzeption weiss, wie man sich prinzipiell den funktionellen Aufbau eines solchen Organisations vorzustellen hat, besteht berechtigte Hoffnung, dass bei neuen «gezielten» Untersuchungen mit noch verfeinerter Technik — z. B. im Reizexperiment — Befunde erhoben werden können, welche uns die konkrete Grundlage für die koordinierenden Mechanismen geben.

HESS geht für seine Darlegungen von den Bewegungen des Augapfels in der Orbita aus; auch die im folgenden beschriebenen Versuchsergebnisse beziehen sich im wesentlichen auf die Augenmotorik. Dieses Objekt wurde im einen wie im andern Falle ausgewählt, weil die Augenbewegungen sehr geeignet sind, als Modell für motorische Studien zu dienen. Warum dem so ist, sei im folgenden kurz erläutert: Der Bulbus ist in der Orbita in Form eines Kugelgelenkes gelagert. Dank dieser Artikulation mit maximalem Freiheitsgrad sind — wenigstens theoretisch — Bewegungen nach allen Richtungen des Raumes möglich. Die Drehachse verläuft bei jeder Bewegung (abgesehen von kleinen, für biologische Verhältnisse unwesentlichen Abweichungen) durch den Mittelpunkt des Auges. Damit wird die Definition einer Bewegung sehr vereinfacht; es handelt sich immer um Rotationen um eine für jeden Fall definierte Achse; translatorische Bewegungen

gegenüber dem Schädel sind nicht möglich. Die bewegenden Elemente bilden in ihrer räumlichen Anordnung die Bestätigung des Gesagten: an jedem Auge erkennen wir drei Paare von je zwei antagonistisch wirkenden Muskeln, welche entsprechend den drei Raumebenen an den Bulbus herantreten und damit primär einen rotatorischen Bewegungseffekt auslösen, dessen Achse — im vereinfachten Schema — auf den Achsen der durch die zwei anderen Muskelpaare ausgelösten Rotationsbewegungen senkrecht steht. Eine entsprechende Anordnung nach den drei Raumebenen finden wir übrigens auch im Innenohr hinsichtlich der drei Bogengänge. Auf die Beziehungen zwischen den letzteren und den Augenmuskeln werden wir noch weiter unten einzugehen haben. Ein weiterer Vorteil für motorische Studien ist darin zu erblicken, dass die Erdbeschleunigung nicht als direkter störender Faktor einwirken kann. Wenn wir das Auge (im Idealfall) als Kugel mit homogenem spezifischen Gewicht betrachten, so liegt der Schwerpunkt im Zentrum dieser Kugel. Da die Bewegungsachsen, wie betont, ebenfalls durch dieses Zentrum verlaufen, kann weder durch die Gravitation, noch durch andere Beschleunigungskräfte *translatatorischer* Natur ein Drehmoment entstehen. Anders verhält es sich allerdings, wenn der Kopf eine *rotatorische* Beschleunigung mitmacht. In diesem Falle wirken sich die Trägheitsmomente dahin aus, dass der Bulbus seine momentane Raumstellung (oder Bewegung) beibehalten will, so dass damit eine relative Bewegung des Bulbus gegenüber dem Kopfe entstehen kann. Unseres Erachtens sind aber diese Trägheitskräfte im Verhältnis zu den doch ansehnlichen haltenden Muskelkräften klein, so dass eine erhebliche Störung auf diesem peripheren Wege nicht zu erwarten ist. Des weitern wissen wir, dass gerade zur Aufhebung störender Trägheitswirkungen die Propriozeptivität vorhanden ist. HOFFMANN (1934, 51) hat jedoch nachgewiesen, dass den Augenmuskeln Eigenreflexe fehlen¹, so dass Korrekturmassnahmen von dieser Seite zum mindesten fraglich sind. Da aber Bewegungen des Auges auch durch sensible Elemente im «Lager», z. B. in der Tenonschen Kapsel, rezipiert werden können, wäre es möglich, dass Kompensationseffekte auch auf diesem Wege ausgelöst werden.

Wenn wir die bisher beschriebenen Eigenschaften des Bewegungsapparates am Auge vergleichen mit den motorischen Gegebenheiten z. B. des menschlichen Hüftgelenkes, wo eine grosse Zahl von sehr ungleichkräftigen, ein- und zweigelenkigen Muskeln die bewegenden Komponenten darstellt, wo je nach Stellung des Beines die einzelnen Muskelwirkungen grund-

¹ Nach Fertigstellen dieser Arbeit erschien eine Publikation von COOPER, DANIEL und WHITTERIDGE (J. Physiol. 108, 41 P, 1949). Diese Autoren berichten über afferente Entladungen in den Augenmuskelnerven der Ziege. Schon in Ruhe kann ein «firing» konstatiert werden. Bei passiver Streckung der Muskeln steigt die Entladungsfrequenz wesentlich an. Diese Nervenaktivität wird von den Autoren als von den Muskelspindeln ausgehend betrachtet. Die Befunde sind eine Bestätigung der Auffassung, dass den Augenmuskeln trotz Fehlens von Eigenreflexen eine Propriozeptivität zukommt, was gerade für die Thematik der vorliegenden Arbeit von besonderer Wichtigkeit ist.

legend ändern können, wo ständig die Schwerkraft — aber bei jeder Stellung in einem andern Winkel — angreift, dann verstehen wir, dass das Auge, verglichen mit solchen Verhältnissen, geradezu einen Idealfall für motorische Studien darstellt. Es muss aber mit Nachdruck betont werden, dass die Analyse der Bewegungen und das Verständnis für die Wirkung der bewegenden Kräfte ein gutes «Gefühl» für räumlich-geometrische und physiko-mechanische Probleme voraussetzen. Erst mit diesen Grundlagen ist man imstande, die resultierenden Bewegungen als Ergebnis einer koordinierten Zusammenarbeit einzelner Muskelkräfte zu begreifen. Besonders eindrucksvoll sind die besprochenen Verhältnisse, wenn man sich die hohe Präzision vergegenwärtigt, z. B. bei der willkürlichen Fixierung eines sich bewegenden Gegenstandes, oder beim Ablauf des sogenannten «visuellen Greifreflexes», denn die Lichtstrahlen bewegen sich durch den optisch homogenen Raum geradlinig fort und auch bei Grenzflächen sind entsprechende Ablenkungen durch die optischen Gesetze definiert; so gibt es, wenn zwei Raumpunkte auf bestimmte Stellen der Retina abgebildet werden müssen, nur eine Lage des Bulbus, bei welcher diese Forderung erfüllt wird.

Die im folgenden referierten Versuche über vom Innenohr induzierte reflektorische Augenbewegungen wurden unternommen, um das Koordinationsproblem im Rahmen der Reflexmotorik an einem relativ einfachen «modellartigen» Beispiel darzulegen und die Frage des organisatorischen Dispositivs, welches zur Koordination führt, anzugehen. Ein weiterer Grund, der zur Aufnahme der vorliegenden Untersuchungen führte, richtet sich nach den Belangen der praktischen Medizin: eine bessere Einsicht in diese Reflexe erlaubt ein vertieftes Verständnis für die pathophysiologischen Phänomene der Klinik. Ferner sind die genannten Reflexerscheinungen von grundlegender Bedeutung im Rahmen der aktiven und passiven Raumorientierung. Die Aktualität dieser vom Gleichgewichtsorgan hervorgerufenen Kompensationsmechanismen für die Arbeits-, Flieger- und Sportphysiologie kann nicht hoch genug eingeschätzt werden. Wir denken in dieser Beziehung z. B. an einen Arbeiter, der an der Decke über sich, mit zurückgelegtem Kopfe, stundenlang arbeitet; oder an einen Mechaniker, welcher — z. B. in Rückenlage unter dem Automobil liegend — Präzisionsarbeit leisten muss. Das Auftreten von linearen Beschleunigungen vom Vielfachen der Gravitation spielt beim Kurvenflug eine eminente Rolle. Der aktive Sportler kommt oft in Situationen, wo — z. B. beim sich drehenden Diskuswerfer, oder beim Wasserspringer — die Raumorientierung ein unerlässliches Glied in der zum motorischen Erfolg führenden Kette von Einzelmechanismen bildet.

Um Verständnis für die folgenden Ausführungen erwarten zu können, müssen wir die wichtigsten Tatsachen auf diesem nicht einfachen Spezialgebiete der Motorik als bekannt voraussetzen. Wir erachten es somit als notwendig — insbesondere für den nicht näher eingeweihten Leser — in einem einführenden Kapitel das Wesentlichste über die Physiologie des Vestibularapparates und die von ihm ausgelösten Reflexe kurz

darzustellen. Für eine ausführlichere Berichterstattung sei auf die zusammenfassenden Arbeiten von MAGNUS (1924, 75), MAGNUS und DE KLEIJN (1926, 77), GRAHE (1926, 41), FISCHER (1928, 29), CAMIS (1930, 25), LORENTE DE NÒ (1931, 72) und WERNER (1940, 103) verwiesen.

Von den Reflexbewegungen der Augen

Setzen wir ein Versuchstier, z. B. ein Kaninchen, auf eine horizontale Drehscheibe und beginnen wir diese langsam — z. B. nach links — zu drehen, so lässt sich beobachten, wie das Tier nach rechts herumzutreten beginnt; die Längsachse des Tieres behält, wenigstens vorerst, ihre primäre Lage im Raume bei. Offenkundig wird die Drehung der Unterlage nach links durch eine quantitativ gleichwertige, aber entgegengesetzte Drehung des Tieres gegenüber der Unterlage kompensiert. Diese Gegendrehung wird durch eine phasische Aktion der Extremitäten hervorgebracht. Lässt man die Rotation der Drehscheibe über längere Zeit andauern, so sieht man, dass die kompensatorische Gegendrehung allmählich an Geschwindigkeit abnimmt; schliesslich bleibt das Tier ruhig auf der sich weiterdrehenden Unterlage sitzen. Die erste Phase des beobachteten Phänomens hat man offenbar als Ausdruck einer Tendenz zur Beibehaltung einer bestimmten, primären Lage im Raume zu interpretieren; es handelt sich um die Sicherung der Raumorientierung.

Wird die Versuchsanordnung dahin abgeändert, dass der Rumpf des Tieres auf der Drehscheibe mit Hilfe einer geeigneten Einrichtung fixiert wird, so beobachtet man, wie mit einsetzender Rotation der (frei bewegliche) Kopf eine Deviation nach rechts — also entgegen der Drehrichtung — ausführt und infolge dieser Seitwärtswendung trotz Rotation des Rumpfes mehr oder weniger ruhig im Raume stehen bleibt. Geht die Rotation weiter, so kommt der Kopf in eine gewisse Extremstellung, die durch die mechanischen Verhältnisse in der Halsgegend gegeben ist. In diesem Augenblicke wird er durch eine nun viel raschere Bewegung im Rotationssinne in die Ausgangslage bezüglich des Rumpfes gebracht. Hier beginnt das Spiel von neuem, indem wieder eine Deviation in dem der Rotation entgegengesetzten Sinne einsetzt, womit er im Raume stehenbleibt; dann folgt von neuem eine rasche Rückholbewegung. Ein analoges Phänomen, nämlich eine Deviation mit anschliessendem raschem Zurückführen beobachtet man — synchron mit der nicht voll kompensierenden Kopfbewegung — an den Augen. Dieses rhythmische Geschehen nennt man Kopf-, beziehungsweise Augennystagmus. Seine Schlagrichtung benennt man nach der raschen Phase; im konkreten Fall hätten wir demnach einen Nystagmus nach links vor uns. Diese Bezeichnung ist insofern inadäquat, als die langsame Nystagmusphase offensichtlich die physiologisch primäre ist, während die rasche Phase eine sekundäre Korrekturmassnahme darstellt. Da aber die erwähnte Nomenklatur sich eingebürgert hat, erscheint es ratsam, dieselbe

beizubehalten, um keine Verwirrung zu stiften. — Da des weiteren der beschriebene Nystagmus offenbar durch das Andrehen bewirkt wird und während der Drehung auftritt, nennt man ihn *Andreh- oder perrotatorischen Nystagmus*. Gestaltet man die Versuchsanordnung so, dass man auch den Kopf auf der Drehscheibe fixiert, so lässt sich nach dem Andrehen nurmehr der *Augennystagmus* mit der langsamen Phase entgegen der Rotationsrichtung und der raschen Phase in der Rotationsrichtung beobachten. Im Vergleich mit dem ersten Versuche bei *freiem Körper* haben wir ebenfalls ein «Hängenbleiben» im Raume, diesmal aber lediglich des Kopfes, respektive der Augen. Während der Rumpf seine (passive) regelmäßige Rotation ausführt, werden die Augen, bzw. der Kopf, für eine gewisse Zeit im Raume festgehalten, um bei maximalen Spannungsverhältnissen mit rascher Bewegung in die Primärlage zurückgeführt zu werden. Es wird die *gleichmässige Rotation* des Körpers zerlegt in ein *sprungweises Drehen*. Für die Zeit der langsamen Phase nehmen die Augen (resp. der Kopf) eine Beziehung zur Umwelt auf, wandern hierauf in rascher Bewegung zu einem nächsten Bezugspunkte, um dort wiederum für einige Zeit haften zu bleiben. Die phasische Bewegung der Extremitäten, die beim ersten Versuch mit freiem Rumpfe die Relation des sich auf der rotierenden Unterlage entgegengesetzt drehenden Körpers mit der Umwelt gesichert hat, wird beim modifizierten Versuch mit auf der Drehscheibe fixiertem Rumpf zur phasischen Bewegung der Augen, respektive des Kopfes. Wir werden weiter unten (Seite 49 ff.) noch Gelegenheit haben, auf die sinnesphysiologische Bedeutung dieses Problems einzugehen.

Betrachten wir nun die Verhältnisse, wenn nach einer länger dauernden Rotation plötzlich abgebremst wird. War das Kaninchen auf der Drehapparatur fixiert und wird es im Moment des Abbremsens freigelassen, so stellen wir fest, wie es sich im Sinne der vorausgegangenen Rotation auf der Unterlage mittels phasischer Bewegungen der Extremitäten weiterdreht, analog dem Verhalten beim Andrehen. Nach mehreren Sekunden kommt das Tier wieder zur Ruhe. Diese *postrotatorischen Körperdrehreaktionen* wurden in unserem Institut eingehend von BARTORELLI und WYSS (1942, 10) mittels Filmanalyse unter Verwendung der Zeitlupentechnik studiert. Bleibt der Rumpf des Tieres nach dem Abbremsen fixiert, hält man ihn während des eben beschriebenen «Umtretphänomens» fest oder nimmt die «Innervationsenergie» (BARTORELLI und WYSS) für die postrotatorische Lokomotionsbewegung aus irgendeinem Grunde ab, so tritt wiederum ein Kopf- und Augennystagmus, bei fixiertem Kopfe lediglich ein Augennystagmus auf. Die langsame Phase dieses *Nach- oder postrotatorischen Nystagmus* hat — im Gegensatz zu den Verhältnissen beim Andrehen — die gleiche Richtung wie die vorangegangene Rotation, die rasche (Korrektur-)Phase naturgemäss eine entgegengesetzte. Während wir für den Andrehnystagmus zwanglos eine gut verständliche Erklärung im Sinne eines zweckmässigen physiologischen Geschehens finden konnten, fällt es schwer, dasselbe Phänomen nach dem Abbremsen zu deuten. Wie die «Erregung»,

welche zu den postrotatorischen Erscheinungen führt, auszulegen ist, wird erst klar, wenn wir die Rotationszeit in verschiedenen Versuchen immer weiter verkürzen. Wir sehen unter solchen Umständen, dass die Dauer des Nachnystagmus und auch der andern postrotatorischen Phänomene abnimmt. Wird fast unmittelbar, d. h. eine halbe bis ganze Sekunde nach dem Andrehen wieder abgebremst, so beobachten wir — für die Dauer der kurzen Rotation — einige Schläge eines Andrehnystagmus, der Nachnystagmus bleibt aber ganz aus. Offenbar wird durch die bei der Bremsung ausgelöste Erregung der Andrehnystagmus «unterbrochen». Bei kurz dauernden Rotationen, wie sie physiologischerweise nur vorkommen, ist offenbar somit der Zweck erreicht; dass nämlich die Lageverschiebung des Körpers für das Auge in mehrere Phasen zerlegt wird, ohne dass es zu einer störenden Nachwirkung kommt. Bei längerdauernden, unter natürlichen Bedingungen nicht auftretenden Rotationen klingt die «Andreherregung» ab und die «Abbremsrerregung» kann sich in Form des Nachnystagmus frei entfalten. Dieser Einfluss der Rotationsdauer auf die Dauer des Nachnystagmus liess sich in unseren Experimenten immer wieder beobachten; damit konnten wir die Feststellungen von Buys (1924, 1925, 24) und FISCHER (1928, 29) bestätigen.

Für die Auslösung des Nystagmus kennen wir zwei reflexogene Zonen: eine optische und eine vestibuläre. Bei der ersteren kommt es durch einen visuellen Fixierungszwang zum Festhalten der Augen an einem Umweltsgegenstand und damit, im Wechsel mit raschen rückläufigen Korrekturbewegungen, zum optokinetischen Nystagmus. Dieser Mechanismus spielt beim Kaninchen mit seinem schlechten Visus eine untergeordnete Rolle. Ein zweiter, hier im Vordergrund des Interesses stehender Auslösungs-ort liegt im Vestibularapparat², in jenem Anteil des Innenohres, der (höchstwahrscheinlich) nichts mit der Hörfunktion zu tun hat. Am Vestibularapparat unterscheidet man die beiden häutigen, in entsprechenden Knochenhöhlen liegenden, sackartigen Gebilde, Utriculus und Sacculus einerseits und das System der drei zueinander senkrecht stehenden, ebenfalls häutigen, in kanalartigen Aussparungen des Knochens sich befindlichen Bogengänge anderseits. Jeder dieser Bogengänge zeigt eine Erweiterung, die sogenannte Ampulle mit einer kammartigen, quergestellten Erhöhung, der Crista. Auf der Crista sitzt — um deren Rand drehbar — die feine Härchen enthaltende Cupula. Von den Ampullen gehen Nervenfasern zum Nervus vestibularis ab. Im Utriculus und Sacculus liegt ebenfalls je eine Zone mit Sinneshaaren, auf welcher die sogenannte Otolithenmembran, eine gallertige Masse mit anorganischen Einlagerungen, ruht. Von diesen Otolithenorganen führen auch nervöse Elemente zum Nervus vestibularis. Das häutige Labyrinth — Vestibularapparat und Hörschnecke — ist mit Endolymph gefüllt; der Raum zwischen häutiger Labyrinthhülle und umgebendem Schädelknochen enthält die Perilymphe.

² Die häufig verwendete Bezeichnung «Labyrinth» ist hier nicht zutreffend; unter Labyrinth versteht der Anatom die gesamten knöchernen und häutigen Strukturen des Innenohres.

Den funktionellen Zusammenhang zwischen Nystagmus einerseits und Vestibularapparat anderseits legten MACH (1875, 74), BREUER (1875, 15, 1897, 17, 1903, 18) und BROWN (1874, 20) in ihrer Theorie, die die drei Forscher unabhängig voneinander aufgestellt hatten, dar. Diese Theorie fand später ihre experimentelle Bestätigung in den ausgedehnten Versuchen von EWALD mit dem pneumatischen Hammer (1892, 26). Nach den genannten Autoren ist anzunehmen, dass in einem nicht senkrecht auf der Drehebene stehenden Bogengange bei Winkelbeschleunigungen im Beginn einer Rotation die Endolymphe dank Trägheitskräften zurückbleibt, womit es zu einer relativen Endolymphströmung kommt. Diese Strömung ihrerseits drückt die Cupula der Ampulle zur Seite, was zur Erregung der entsprechenden Nervenendstellen und damit zu den beobachteten reflektorischen Phänomenen führt. Der gleiche, lediglich richtungsmässig inverse Vorgang spielt sich beim Anhalten nach einer Rotation ab, indem dann die — die Rotation mitmachende — Endolymphe das Bestreben hat, weiter zu rotieren, wenn das Bogengangssystem schon in Ruhe ist. MACH (1875, 74) gelangte auf Grund von Modellversuchen und Berechnungen zur Annahme, dass von einer eigentlichen Strömung aber nicht gesprochen werden kann, sondern dass das «blosse Drehmoment (Druck) des Bogengangsinhaltes ohne merkliche Drehung auf den Nerven wirke, so wie etwa Druck die Tastnerven der Haut erregt». Auch BREUER (1903, 18) nahm nur einen kurzen «Strömungsschoss» an. Rechnungen von ROHRER (1922, 83, 1926, 84), sowie SCHILLING und GAEDE (1922, 88) haben unter Berücksichtigung der Bogengangsdimensionen und der physikalischen Eigenschaften der Endolymphe ebenfalls ergeben, dass beim Auftreten von Trägheitskräften infolge von Drehbeschleunigungen physiologischer Grössenordnung nur sehr kurzdauernde Verschiebungen der Endolymphsäule auftreten können. Eine weitere Bestätigung dieser Auffassung wurde durch die Untersuchung von MAIER und LION (1921, 78) und von STEINHAUSEN (1927, 93, 1928, 94, 1933, 97) geliefert. Letzterer kam auf Grund seiner ausgedehnten Versuche am lebenden Hecht zur Ansicht, dass die Cupula in den Ampullen ähnlich wie eine Drehtüre gelagert ist; sie schliesst das Lumen des Kanals endolymphdicht ab; dieser Annahme zufolge kann es keinesfalls zu ausgedehnten Endolymphverschiebungen kommen. STEINHAUSEN (1931, 95, 1932, 96) vertritt in Bestätigung der Auffassung von MACH, BREUER und BROWN die Ansicht, dass die durch den Strömungsschoss bedingte Verlagerung der Cupula den Nystagmus auslöse. Es ist dies wohl die heute am meisten verbreitete Meinung. Immerhin soll erwähnt werden, dass daneben auch noch andere Auffassungen existieren. So glaubt SCHMALTZ (1925, 89), dass es nicht eine Cupula-Bewegung sei, welche reizauslösend wirke, sondern eine durch die Endolymphströmung bewirkte Verschiebung eines Diffusionschleiers an der Oberfläche der Cupula. WITTMARK (1929, 104) nimmt an, dass es hauptsächlich osmotische Vorgänge seien, welche zur Erregungsauslösung führen sollen.

Eine Frage für sich ist das zeitliche Verhältnis von Nystagmuskdauer zu peripherer Erregung. Primär herrschte die Ansicht, dass die Endolymphe

solange relativ zum Bogengange in Bewegung sei, wie der Andreh-, respektive Nachnystagmus andaure. Da aber nach dem oben Gesagten angenommen werden muss, dass die Endolymphströmung nur Bruchteile einer Sekunde dauert, musste man das Nachdauern der reflektorisch ausgelösten subjektiven und objektiven Erscheinungen, wobei die Minutengrenze überschritten werden kann, auf eine andere Art zu erklären suchen. Nach MACH (1875, 74) soll dieses Nachdauern in den zentralen Organen entstehen; er verglich das Nachklingen der motorischen Vorgänge mit «Reihen, welche im Gedächtnis ablaufen, wenn an einem Gliede der Kette gerührt wird, oder mit komplizierten Reflexvorgängen». BREUER (1903, 18) hingegen sah den Grund für diese Nachdauer im Sinnesorgan selbst, indem «der erregende Vorgang im Nervenendapparate, hier im Hörhaar, darin besteht, dass dieses gebogen und dadurch die Druck- und Spannungsverhältnisse in ihm geändert werden. Solange (innerhalb kurzen Zeitraumes) diese Änderung dauert, dauert wohl auch der Erregungsvorgang in den zugehörigen Nervenfasern und die dadurch bedingte Empfindung». Zu ähnlichen Schlüssen kam auch STEINHAUSEN (1931, 95); auch er nimmt an, dass die Dauer des Nystagmus peripher bedingt sei. Es soll nach diesem Autor durch den primären Endolymphstoss die Cupula zur Seite gedrückt werden, um sich hierauf langsam in Form einer aperiodischen Schwingung wieder aufzurichten. Solange die Cupula sich nicht in der Ruhelage befindet, solange dauert die Erregung und damit der Nystagmus an. BARANY (1906, 4) sprach sich für eine zentrale Entstehungsweise aus; nach ihm währt die periphere Erregung nur kurze Zeit, ruft aber in den Nervenzentren einen langdauernden Erregungsvorgang hervor. Dieser Ansicht schloss sich auch ABELS (1907, 1) an. Untersuchungsergebnisse von FISCHER und WODAK (1922, 30), welche ein mehrphasiges Abklingen der vestibulär bedingten Erregung und ihrer Auswirkung in Form der Drehempfindung und des Nystagmus beobachten konnten, weisen ebenfalls in dieser Richtung.

Das Verhältnis der einzelnen, die drei Raumebenen repräsentierenden Bogengänge je einer Seite zu den verschiedenen Nystagmusformen muss ebenfalls interessieren, nachdem man weiss, dass je nach der Lage der Drehachse in bezug auf das Tier ein rein oder annähernd horizontaler Nystagmus, ein vertikaler, ein rotatorischer oder eine «Mischform» auftreten kann. BARANY (1906, 4) stellte primär den Satz auf, dass «die Augenbewegungen regelmässig in einer zur Ebene desjenigen Bogenganges, durch dessen Reizung sie ausgelöst werden, parallelen Ebene erfolgen». Man hat versucht, jedem der Bogengänge «seinen» Nystagmus zuzuschreiben. So hat SCHILLING (1919, 87) angenommen, dass die Horizontalbogengänge horizontalen Nystagmus, die vorderen vertikalen Kanäle rotatorischen und die hinteren vertikalen Kanäle vertikalen Nystagmus auslösen. QUIX (1925, 82) kommt zu ähnlichen Ergebnissen und stellt des weiteren Kombinationsresultanten bei Reizung mehrerer Bogengänge auf. Für eine Zuordnung bestimmter Nystagmusformen und -richtungen zu einzelnen Bogengängen spricht sich auch STEINHAUSEN (1939, 99) aus. Im Gegensatz zu dieser Auffassung äussert sich

LORENTE DE NÒ (1931, 72) dahin, dass «die Bogengänge den Nystagmus auslösen und die Otolithenorgane ihn modifizieren». Es ist dies eine Ansicht, die mit den Schlüssen, welche wir aus unseren Versuchsergebnissen ziehen konnten, eine enge Verwandtschaft aufweist. Wir werden auf das Problem noch weiter unten ausführlich einzugehen haben.

Erwähnung verdient in diesem Rahmen auch die Frage nach dem Auslöschungsort der raschen Nystagmusphase. Wie kommt es, ausgehend von der vestibulären Erregung zum rhythmischen Geschehen in Form des typischen Nystagmus? Eine erste Möglichkeit, dass durch die spezielle Art der Bogengangsreizung selbst der phasische Charakter des motorischen Geschehens ausgelöst werde, d. h. dass die rasche Phase ihren Ursprung in der Bogengangsampulle hat, findet heute wohl keine Anhänger mehr. Eine Beobachtung ist als schwerwiegendes, wenn nicht als beweisendes Indiz gegen die Auffassung der labyrinthären Genese anzuführen, nämlich die Tatsache, dass nach einer zweizeitigen Ausschaltung der beidseitigen Labyrinthine ein zentraler, sogenannter BECHTEREWSCHER (1883, 11) Nystagmus auftritt, der in seiner Rhythmik somit nicht mehr auf labyrinthären Vorgängen beruhen kann.

Eine zweite Möglichkeit wurde von BARTELS (1911, 7, 1931, 8) diskutiert. Er nahm an, dass die langsame Phase des Nystagmus vom Vestibularapparat ausgehe, dass aber der Reiz für die schnelle Komponente bei maximaler Erschlaffung oder maximaler Spannung von antagonistischen Augenmuskeln durch muskulo-sensible Erregungen ausgelöst werde. Auch BRUNNER (1919, 21) vertrat die Ansicht, dass die rasche Phase ihren Ursprung in den sensiblen Endkörperchen der Augenmuskeln habe, welche bei jeder Kontraktion gereizt werden sollen. Die Bahn des Nystagmus setzt sich nach diesem Autor folgendermassen zusammen: Vestibulärer Reiz — Kerngebiet des Vestibularis — hinteres Längsbündel — Augenmuskelkerne — Augenmuskeln = langsame Phase; propriozeptive Reize in den Augenmuskeln — Augenmuskelnerv — Augenmuskelkern — Augenmuskel = schnelle Phase. BARTELS war der Meinung, dass der Reflexbogen für die rasche Phase über den Cortex gehe, während die entsprechende Bahn nach BRUNNER rein subcortical verläuft. Wenn diese Hypothese auch vieles für sich hat, so gut sie sich einordnen liesse in die Konzeption der Sensomotorik, so sind doch Einwände gegen sie laut geworden. Diese Einwände erhielten ihre experimentelle Stütze durch Untersuchungen von DE KLEIN (1922, 58). Ausgehend von der Absicht, die eventuell vorhandenen propriozeptiven Erregungen in der Orbita (inklusive Augenmuskeln) auszuschalten, durchschnitt der Autor vorerst bei mehreren Kaninchen alle Augenmuskelnerven ausser dem Abducens z. B. der linken Seite. Die Bulbi wurden enukleiert und der M. rectus lateralis (mit dem intakten Nerven!) zur mechanischen Registrierung der Bewegungen an einem Faden angeschlungen. Auf die Erfahrung sich stützend, dass Novocain die sensiblen Funktionen zeitlich vor den motorischen lähmt, injizierte man dieses Lokalanästhetikum in den erwähnten Muskel. Der kalorisch ausgelöste Nystagmus (Einspritzen von kaltem oder warmem

Wasser in den Gehörgang) liess dabei lediglich eine allmähliche Verkleinerung der Amplitude, also eine Abnahme der langsamen und der raschen Phase, nicht aber einen Ausfall nur der letzteren feststellen. Nach Auffassung DE KLEIJN's musste somit die peripher-propriozeptive, auf der Muskelsensibilität beruhende Auslösung der raschen Phase ausgeschlossen und eine zentrale Entstehungsweise angenommen werden. MC JNTYRE (1939, 52) kam auf etwas anderem Wege zum selben Ergebnis; er leitete die Aktionsströme der Augenmuskelnerven ab, welche einen nystagmusartigen Rhythmus auch dann noch aufweisen, wenn, nach Lostrennung der Muskeln von den Nerven, kein Nystagmus als motorisches Phänomen mehr auftritt. Da es bei fehlender (peripherer) Bewegung nicht zum Auftreten von propriozeptiven Impulsen kommen kann, können solche auch nicht für das Entstehen des Rhythmus verantwortlich sein. Eine Erklärungsmöglichkeit bleibt u. E. aber doch noch, dass nämlich eventuell neben propriozeptiven Impulsen aus der Orbita Afferenzen von seiten des Rumpfes, des Halses und des Gesichtes eine Bedeutung für die Auslösung der raschen Phase haben. Wir kommen auf diesen Gedanken, weil immer wieder zu beobachten ist, dass der Augennystagmus, der Kopfnystagmus, sowie Mitbewegungen im Gesicht [SANCHEZ und MONNIER (1943, 85)] absolut synchron verlaufen. Propriozeptive Impulse nicht orbitalen Ursprunges könnten damit auch beim Hervorbringen der raschen Phase eine Rolle spielen. Ferner sind wir der Ansicht, dass die Frage der schnellen Phase nicht einfach im einen oder andern Sinne entschieden werden kann, indem die Möglichkeit besteht, dass hier ein Fall einer motorischen Steuerung vorliegt, wie wir ihn — auf einem andern Sektor der Physiologie — bei der Atmung schon längere Zeit kennen. Die respiratorische Rhythmik beruht einerseits auf einer (zentralen) Automatie des Atmungszentrums; die primäre Rhythmik wird jedoch durch propriozeptive Impulse von seiten der Lunge und der Atmungsmotoren noch weitgehend moduliert, wie HESS (1930, 43) und später FLEISCH (1934, 33, 1942, 34) nachweisen konnten. Es könnte primär der Pendelrhythmus des Nystagmus wohl zentral entstehen, aber auf Grund von afferenten Impulsen aus der Orbita und eventuell auch noch von anderer Seite bezüglich seiner Amplitude, seiner Frequenz und möglicherweise auch hinsichtlich der Geschwindigkeit der einzelnen Phasen noch mehr oder weniger weitgehend modifiziert werden.

Wenn der Nystagmusrhythmus seinen Ursprungsort im Zentralnervensystem hat, so bleibt noch zu erörtern, wie und wo er als Folge der (tonischen) Erregung von seiten des Vestibularapparates entsteht. BARANY (1906, 4) nahm im Mittelhirn ein Blickzentrum an, welches diese rhythmischen Bewegungen produzieren soll. Eine ähnliche Auffassung vertrat MACH (1875, 74). Er schreibt, «dass eine einfache Vorstellung die wäre, dass von zwei antagonistischen Innervationsorganen der ihnen bei der Körperdrehung gleichmässig zufließende Reiz von dem einen wieder mit einem gleichmässigen Innervationsstrom beantwortet wird, während das andere immer erst nach einer gewissen Zeit wie ein gefüllter und plötzlich umkippende Regenmesser einen Innervationsstoss abgibt». BARTELS (1943, 9) glaubt, dass man bei der

Auslösung dieser Rhythmik sich eine Art Kippschwingung vorzustellen habe; eine schwingende Apparatur, wie sie mit Hilfe von Kondensatoren, Glimmlampen und Ohmschen Widerständen herzustellen ist und wie sie in neuerer Zeit von BETHE und SCHAEFER (1948, 12) als Modell für rhythmische biologische Vorgänge vorgeschlagen wird. Eine einleuchtende Erklärung für die Entstehung der Nystagmusrhythmik hat vor einigen Jahren LORENTE DE NÒ (1938, 73) gegeben. Basierend auf den klassischen Theorien über rhythmische Reflexe von GRAHAM BROWN (1916, 39) und SPIEGEL (1929, 92) stellt der Autor ein System nervöser Funktionselemente auf, welches — mit den heutigen Kenntnissen der nervösen Mechanismen als Basis — die Rhythmizität des Nystagmus zwanglos erklären kann.

Nach Besprechung des Nystagmus, im speziellen des Augennystagmus soll noch eine weitere vestibulär ausgelöste und an den Augen sich äussernde Erscheinung dargestellt werden: die tonischen Lagereflexe der Augen. Am Kaninchen kann man dieses Phänomen leicht demonstrieren, wenn das Tier, von der Normallage ausgehend, mit der Schnauze nach oben oder unten bewegt wird. Die Augäpfel führen eine zur passiven Stellungsänderung des Versuchstieres entgegengesetzte Rollung, eine sogenannte kompensatorische Radrehung aus. Das Ausmass dieser Bulbusrotation um die Frontalachse, entspricht — bei kleineren Kippwinkeln — annähernd dem Winkel, um welchen das Tier gehoben wurde. Ein analoges Bild erhält man, wenn man das Tier statt in der Sagittalebene in der Frontalebene, d. h. um die Längsachse bewegt. Man beobachtet unter solchen Umständen wiederum eine kompensatorische Bulbusrotation und wiederum liegt die Bulbusdrehachse parallel zur Kippachse, indem die Drehbewegung um die rostro-caudale Achse des Bulbus erfolgt, was sich in einem Heben, respektive Senken der Cornea äussert; man kann konsequent ein Heben der Hornhaut auf der nach unten gehenden Seite des Tieres und umgekehrt ein Senken (relativ zur Lidspalte) auf der Gegenseite beobachten.

Die Frage nach der Bedeutung dieser Phänomene können wir wiederum dahin beantworten, dass es sich um einen Kompensationsmechanismus handelt; bei Stellungsänderungen des Tieres im Schwerfeld wird die Beziehung zwischen Bulbus und Raumvertikaler konstant gehalten, womit offenbar die Basis für die optische Raumorientierung gegeben ist.

Den funktionellen Zusammenhang dieser Lagereflexe mit dem Vestibularapparat nachgewiesen zu haben, ist — nach der grundlegenden Hypothese BREUER's (1891, 16) — hauptsächlich ein Verdienst der MAGNUS'schen Schule. DE KLEIJN und MAGNUS (1921, 59, 1921, 60, 1922, 61), sowie VAN DER HOEVE und DE KLEIJN (1917, 50) vor allem haben gezeigt, dass durch Wirkung der Schwerkraft auf die Otolithenapparate des Utriculus und Sacculus die beschriebenen Effekte an den Augen hervorgerufen werden. ULRICH (1935, 101) und STEINHAUSEN (1935, 98) haben mittels direkter mechanischer Einwirkung die Otolithenmembran des Utriculus am lebenden Hecht etwas verschieben und damit typische Stellungsänderungen der Augen auslösen können und somit den direkten experimentellen Beweis für die Annahme

BREUER's erbracht. FLEISCH (1922, 32) konnte mit seinen Experimenten mit einer optischen Registriermethode am Kaninchen zeigen, dass neben der Erdbeschleunigung auch andere geradlinige Beschleunigungen, z. B. horizontaler Richtung ihren Einfluss auf die Augenstellung im Sinne eines tonischen Lagewechsels ausüben; nach FLEISCH sind die Effekte, ausgelöst durch Lageänderungen nur ein «Spezialfall» einer linearen Beschleunigungswirkung. Die Otolithenorgane stellen somit einen Rezeptorenapparat für Linearbeschleunigungen dar. Diese Ansicht FLEISCH's wird aber nicht allgemein geteilt. So ist z. B. MAGNUS (1924, 75) der Auffassung, dass die Otolithenorgane lediglich die Richtung der Schwerkraft zu rezipieren imstande sind, währenddem sog. Progressivbeschleunigungen von den Bogengangsampullen aufgenommen werden sollen. LORENTE DE NÒ (1931, 72), schliesst sich dieser Meinung an; er konstatierte nach Plombierung der Bogengänge einen Ausfall der Effekte auf Progressivbeschleunigungen und zog hieraus die Folgerung, dass diese ihren Ursprung in den Halbzirkelkanälen haben müssen. Als weiteren Hinweis, dass die Bogengänge bei den z. T. rasch verlaufenden Effekten bei Progressivbeschleunigungen im Spiele sind, führt der Autor die Tatsache an, dass die Otolithenorgane für sich allein viel zu träge reagieren sollen. Diese Langsamkeit in der Reaktion der Otolithenorgane war auch der Grund für LORENTE DE NÒ, anzunehmen, dass bei den Lagerefleksen die primäre rasche Einstellbewegung auf Bogengangswirkung zurückzuführen sei, während den Otolithen lediglich eine «Festhaltefunktion» für die neue Augenstellung zukomme. Den Mechanismus einer Bogengangstreizung durch geradlinige Beschleunigungen versucht MAGNUS (1924, 75) durch trägheitsbedingte Lageverschiebungen der Endolymphe in der elastischen häutigen Umhüllung und Lageverschiebungen des häutigen Labyrinthes selbst zu erklären. TER BRAAK (1937, 14) führt den Reizmechanismus der Bogengangsampullen durch geradlinige Beschleunigungen auf ein verschiedenes spezifisches Gewicht von Cupula und Endolymphe zurück; daraus sollen ein unterschiedliches Verhalten der beiden Massen im geradlinigen Beschleunigungsfeld, ein Abbiegen der Cupula und damit eine Reizwirkung resultieren.

Dieser Überblick über die vestibulären Augenreflexe zeigt, wie viel schon auf diesem Gebiet gearbeitet worden ist, dass aber dabei fast durchweg die Einzelphänomene untersucht worden sind. Es wurden — mit wenigen Ausnahmen, wobei es sich mehr um vermutende Äusserungen als um exakte Befunde handelt — entweder die Wirkungen geradliniger Beschleunigungen, unter diesen die Schwerkraftwirkung betrachtet, oder man wählte zum Objekt der Versuche die Wirkungen der Winkelbeschleunigungen. In einzelnen Fällen ging man soweit, den Einfluss auf die einzelnen Augenmuskeln und nicht mehr die — allein wesentliche — Gesamtwirkung aller Augenmuskeln inklusive zusätzlicher Kräfte zu studieren, welche — als Bulbusbewegung — allein für den Enderfolg der Aktion wesentlich ist. Man vermisst fast durchweg eine leistungsbezogene Betrachtungsweise, welche das koordinierte Zusammenarbeiten aller dieser Mechanis-

men im Rahmen der Raumorientierung untersucht. Nur die Koordination führt zum funktionellen Erfolg, nur die Betrachtung des koordinatorischen Zusammenwirkens der Einzelmechanismen kann somit das Verständnis für das Funktionsziel vermitteln.

In der vorliegenden Arbeit soll aus der noch grossen Zahl von offenen Fragen das Problem der Koordination im Rahmen der vestibulär induzierten Augenbewegungen, hauptsächlich der koordinatorischen Verarbeitung der von den verschiedenen reflexogenen Zonen herstammenden Afferenzen zu Aktionen im Dienste der Raumorientierung herausgegriffen werden.

In der Absicht, diese koordinatorischen Prinzipien experimentell darzustellen, wurde im Laufe der letzten Jahre im Zürcher Physiologischen Institut in Fortsetzung der Arbeiten von BARTORELLI und WYSS (1942, 10), BIANCHETTI (1942, 13) und SCHATZMANN (1943, 86) eine Reihe von Versuchsserien ausgeführt. Über diese, die entsprechenden Fragestellungen, Befunde und Auslegungen ist schon in Form separater Publikationen berichtet worden [KOELLA (1947, 62, 1947, 63, 1947, 64, 1948, 65), FORSTER (1949, 35), ABRECHT (1949, 2), KOELLA, FORSTER und SZABO (1949, 66)]. Wir stellen hier unsere Befunde nochmals zusammenfassend dar, um im grösseren Rahmen dieser Arbeit hauptsächlich auf die koordinatorischen und organisatorischen Fragen noch näher einzugehen.

Experimenteller Teil

Am Schlusse des vorangegangenen Abschnittes haben wir noch kurz die Fragen, die der Aufstellung des Versuchsplanes zugrunde lagen, gestreift. Es war beabsichtigt, experimentell zu zeigen, wie der motorische Effekt, den wir in Form des bezüglich seiner Schlagrichtung definierten Augennystagmus zu Gesicht bekommen, als funktionelle Leistung einer Koordination von mehreren reflexauslösenden Afferenzen verschiedenen Ursprunges zu werten ist. Es sollte — mit andern Worten — dargelegt werden, wie die durch Winkelbeschleunigungen hervorgerufenen Wirkungen der Bogengänge durch zusätzliche Afferenzen noch beeinflusst werden können. Die ersten Untersuchungen wurden — gewissermassen modellartig — am Nachnystagmus ausgeführt. Es wurde zuerst die Wirkung einer Stellungsänderung des Versuchstieres im Schwerfeld auf den Nystagmus, im speziellen auf dessen Schlagebene studiert. In einer zweiten Serie wurde der Einfluss der Propriozeptivität des Halses auf den Nachnystagmus einer Prüfung unterzogen. Der gemeinsame Einfluss dieser beiden zusätzlichen Reizwirkungen auf den Nachnystagmus war das Untersuchungsobjekt einer dritten Versuchsserie. Den weiteren Experimenten lag die Absicht zugrunde, zu untersuchen, inwieweit sich die gewonnenen Erfahrungen auch auf den Andrenystagmus ausdehnen lassen. So wurde in einer vierten Versuchsserie der Einfluss von Stellungsänderungen des Tieres im Verlaufe eines perrotatorischen Nystagmus studiert, wobei diese Stellungsänderungen durch Rotation des

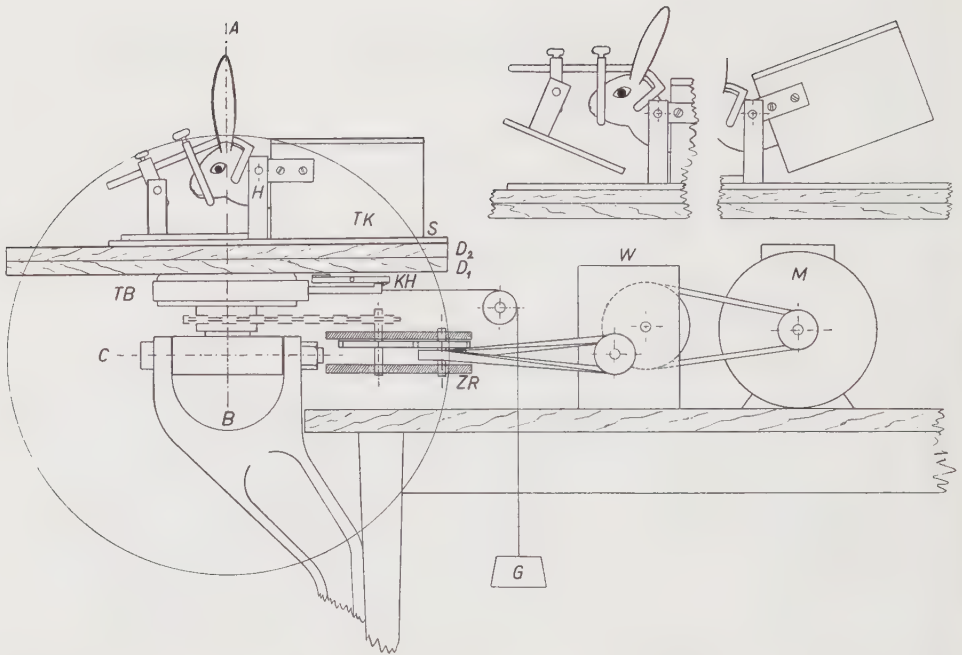


Abb. 4 Versuchsanordnung. M = Elektromotor; W = Wechselgetriebe; ZR = Zahnrad-Reduziergetriebe; C = horizontale Kippachse; A-B = Drehachse; D₁ und D₂ = Drehscheibe; KH = Kipphebel für Bremsarretierung; TB = Trommelbremse; TK = Tierkästchen; H = Kippachse für Kopf und Rumpf separat; G = Bremsgewicht.

Tieres um eine nicht lotrechte Drehachse hervorgebracht wurden.

Vor der Beschreibung der Experimente und ihrer Besprechung erachten wir es als notwendig zu erläutern, wie wir bei den Untersuchungen vorgegangen sind. Die Kenntnis der verwendeten Versuchstechnik vermittelt nicht nur ein besseres Verständnis für die bearbeiteten Probleme, sie gestattet auch eine Beurteilung der Genauigkeit der Resultate. Der nachstehende Abschnitt behandelt die Methodik der vestibulären Reizung und der Nystagmusregistrierung allerdings nur soweit, als sie für alle Experimente gemeinsam ist. Die spezielle Versuchsanordnung wird jeweils vorgängig der Schilderung der Untersuchungsergebnisse beschrieben.

Methodik

1. Drehapparatur zur vestibulären Reizung

Das Ziel der konstruktiven Überlegungen war, eine Apparatur zu schaffen, welche erlaubt, die Versuchstiere in fixierter Stellung aufzunehmen und sie nach einer definierten Anfangsbeschleunigung während längerer Zeit um eine beliebige Achse zu rotieren und die Rotation mit definierter Verzögerung

zu beendigen. Ferner muss nach Abschluss der Rotation die Stellung des Tieres im Raume, die Stellung des Kopfes gegenüber dem (im Raume ruhig stehenden) Rumpfe oder die Stellung des Rumpfes gegenüber dem (im Raume ruhig stehenden) Kopfe verändert werden können. Schliesslich wird verlangt, dass man dem Kopfe während der Rotation eine verschiedene Raumstellung geben und die Entfernung des Vestibularapparates von der Rotationsachse variieren kann.

Das Grundgestell unserer Apparatur (Abbildung 4) wird durch eine halbe Automobilvorderachse gebildet, welche derart an einem kräftig verstrehten Tische befestigt ist, dass der in einer Gabel beweglich gelagerte Vorderachsstummel mit darauf laufender Nabe und Bremstrommel senkrecht nach oben gerichtet ist. Mit der Bremstrommel ist eine 3 cm dicke, runde Sperrholzscheibe D_1 von 80 cm Durchmesser fest verschraubt. Durch kräftige Verstrehtungen der Spurstange in Form von Eisenbändern kann die Lage des Achsstummels abweichend von der primären, senkrechten Stellung in jeder andern Stellung zwischen lotrechter und horizontaler Lage fixiert und es kann damit die Rotationsebene zwischen Horizontal- und Vertikalebene beliebig variiert werden. Diese Verstrehtung ist derart verstellbar, dass innerhalb kürzester Zeit die Lage der Drehachse gewechselt werden kann. Der Antrieb der Drehscheibe erfolgt durch einen kräftigen Asynchronmotor M , welcher bei wechselnder Belastung und auch bei Spannungsschwankungen seine Tourenzahl weitgehend beibehält, womit die Drehzahl der Apparatur ebenfalls innerhalb enger Grenzen konstant bleibt. Dieser Motor treibt zunächst über ein Reduziervorgelege mit Keilriemen ein Wechselgetriebe W an, welches zwei verschiedene Drehgeschwindigkeiten der Drehscheibe von $0,44 \pi/sec.$ und $0,87 \pi/sec.$ einstellen lässt, was einer Drehzahl von 13,2, respektive 26,1 Touren pro Minute entspricht. Von diesem Wechselgetriebe aus, das zusammen mit Motor und Reduziergetriebe fest mit dem Tisch verbunden ist, erfolgt die Kraftübertragung — wieder mittels Keilriemen — auf ein mit dem kippbaren Vorderachskomplex fest verbundenes Zahnradreduktionsgetriebe. Die Mittelgerade dieses letztgenannten Keilriemenantriebes liegt in der Verlängerung der Kippachse, um welche die Rotationsachse samt Drehscheibe gedreht werden kann. Eine Kippung auch während des Betriebes wird somit wohl den Keilriemen um maximal 90° verdrehen, den Antrieb aber im übrigen nicht beeinträchtigen. Vom Zahnradgetriebe ZR erfolgt der Antrieb der Drehscheibe mittels Kette und Kettenrädern. Am Wechselgetriebe ist eine Schleifkupplung mit metallischer Adhäsion montiert, durch welche die Kraftübertragung unterbrochen werden kann, ohne dass der Motor abgestellt werden muss. Umgekehrt kann bei schon in Gang befindlichem Motor die Drehapparatur in Bewegung gesetzt werden, indem die Kupplung eingerückt wird. Die Drehbeschleunigung ist bei rascher Betätigung des Kupplungshebels eine Funktion der (einstellbaren) Härte der Kupplung, des «Schlupfs» in den Keilriemenantrieben, sowie der in Bewegung zu versetzenden Massen. Da alle diese Grössen für eine Versuchsserie konstant gehalten werden können,

ergibt sich eine festgelegte Drehbeschleunigung. Als *Bremse* dient ein breiter Lederriemen, welcher über die Bremstrommel *TB* der Rotationsachse gelegt ist; dieser wird durch ein variables Gewicht *G* (maximal 20 kg) angespannt. Während des Betriebes ist der Riemen in lockerer Stellung, so dass keine Bremswirkung besteht. Von aussen her kann mittels eines Griffes ein Kipphebel *KH* so eingestellt werden, dass er durch einen an der Unterseite der Drehscheibe befindlichen Nocken gekippt wird, wodurch die Arretierung der Bremse gelöst wird und letztere in Aktion tritt. Gleichzeitig wird auch die Kupplung ausgerückt, so dass der Motor unbehindert weiterläuft. Da der beschriebene Nocken an der Unterseite der Drehscheibe in fester Position zu dieser steht, ist der Augenblick der Bremswirkung in bezug auf diese Drehscheibe gegeben und damit deren Stellung nach dem Anhalten ständig dieselbe. Um aber das Tier bei jedem beliebigen Rotationswinkel ω anhalten lassen zu können, ist auf die beschriebene Scheibe *D*₁ noch eine zweite *D*₂ gleichen Ausmasses gelegt, die in beliebiger Position auf der ersten mittels Klammern festgeschraubt wird. Damit kann dem auf dieser zweiten Scheibe fixierten Tierkasten und damit dem Tier nach dem Abbremsen eine beliebige Stellung bezüglich der festen Kippachse gegeben werden. Auf dieser zweiten Drehachse liegt noch ein entsprechend der Längsachse des Tieres verschiebliches Brett *S* mit einer Gabel, an welcher einerseits das Tierkästchen *TK*, anderseits das Brettchen mit der Befestigungsstange für die Tschermaksche Kopfklammer und der registrierenden Filmkamera befestigt ist. Sowohl Tierkasten wie Tschermaksklammer zusammen mit der Kamera, können einzeln um eine Achse *H*, welche in transversaler Richtung durch die Halsgegend des Tieres verläuft, gehoben und gesenkt werden. Damit kann jede gewünschte Stellung des Rumpfes und des Kopfes während und nach der Rotation eingestellt werden. Durch die Verschiebung des Brettes *S* ist es möglich, dem Vestibularapparat neben einer zentrischen auch eine exzentrische Rotationslage zu geben.

2. Versuchstier

Für unsere Versuche verwendeten wir durchweg *Kaninchen*. Diese Tiere eignen sich aus verschiedenen Gründen für solche Experimente ganz besonders. Sie verhalten sich ohne Narkose ruhig, wenn man sie im Tierkasten durch Polsterwatte gut fixiert und den Kopf mit einer geeigneten Klammer befestigt. Ferner weisen die Tiere — allerdings mit zum Teil erheblichen individuellen Unterschieden — einen sehr schönen Andreh- und Nachnystagmus auf. Ein weiterer wesentlicher Vorteil dieser Tiere besteht darin, dass sie einer schlechten Sehschärfe wegen nur eine geringe Tendenz zur optischen Fixierung haben. Besondere Massnahmen, wie Blendung der Tiere oder Arbeit im Dunkeln oder im ultravioletten, respektive infraroten Lichte bei photographischer Registrierung sind somit nicht nötig, um Störungen von seiten optischer Einflüsse auszuschalten. Einer Vorbehandlung der Tiere bedarf es nicht. Man anästhesiert lediglich sowohl das untersuchte

(durchweg linke) als auch — wegen eventueller konsensueller Störeffekte — das andere Auge mit 3—4 Tropfen einer 3% igen Kokainlösung. Hierauf wird am untersuchten Auge ein Lidspreizer eingesetzt und die unten noch genauer zu beschreibende Papiermarke aufgelegt. Im übrigen muss, um Angewöhnungs- und Ermüdungserscheinungen auszuschalten, darauf geachtet werden, dass das einzelne Tier nicht zu lange im Versuch bleibt und nur in grösseren Abständen verwendet wird.

3. Registriereinrichtung

Die Wahl der geeigneten Technik für die Nystagmusregistrierung ist weitgehend von der Fragestellung der betreffenden Untersuchungsreihe abhängig. Handelt es sich um eine Darstellung der Erregbarkeitsverhältnisse, so reicht es aus, die Nystagmusschläge auszuzählen und die Nystagmuszeit mit der Stoppuhr zu bestimmen. Um bei Untersuchungsobjekten mit gutem optischen Fixationsvermögen Störungen von dieser Seite auszuschalten, kann eventuell mit der FRENZELSchen Brille (1928, 36) gearbeitet werden, oder es werden nach dem Vorschlage von GRAHE (1925, 40) bei geschlossenen Augen die Bewegungen der Bulbi abgetastet. Buys (1909, 22, 1910, 23) gibt eine Methode an, bei welcher mittels auf die geschlossenen Lider aufgelegter Luftkissen die Bewegungen der Cornea pneumatisch registriert werden. Geht die Fragestellung weiter, indem man sowohl Amplitude als auch Schlagrichtung, Schlagform und eventuell komplexe Bewegungsbilder zu bestimmen hat, so wird die Aufgabe der Registrierung wesentlich komplizierter. Wohl können wir mit blossem Auge noch gröbere Unterschiede feststellen, wenn es sich zum Beispiel darum handelt, vertikalen, horizontalen oder rotatorischen Nystagmus zu trennen. Wo aber feinere Differenzen vorhanden und für die Interpretation massgebend sind, reichen weder die inspektorische Methode, noch die palpatorische oder pneumatische aus. So kommt man dazu, eine eigentliche Aufzeichnung der Bewegungen vorzunehmen. Für eine solche Aufzeichnung stehen verschiedene Wege offen:

Eine Methode, welche wohl am häufigsten Verwendung findet, ist diejenige von TOPOLANSKI (1898, 100), die darin besteht, dass man die Augenmuskeln von ihrem Ansatz freipräpariert, mit Fäden verbindet und ihre Bewegungen durch Hebel auf ein Kymographion aufzeichnet. Besonders die MAGNUSSche Schule und LORENTE DE Nò — letzterer in etwas modifizierter Form — haben diese Technik für ihre Versuche am Kaninchen ausgedehnt verwendet. Für eine Reihe von Fragestellungen ist diese Registriertechnik sehr geeignet. So kann man auf Grund der gewonnenen Kurven guten Aufschluss über die Amplitude, Regelmässigkeit, Dauer und Schlagzahl des Augennystagmus erhalten. Wichtige Hinweise bekommt man auch über die Beteiligung der einzelnen Muskeln an der Nystagmusbewegung. Hingegen wird die Exaktheit dieser Methode fraglich, wenn es darum geht, die Verlaufsform besonders an den Umkehrpunkten der Schwingung zu bestimmen. Die Trägheit des Registriersystems verfälscht die Kurve besonders an Stellen erheblicher Ge-

schwindigkeitsänderung. Ferner darf der Einwand gelten, dass bei einer Lostrennung der Muskeln keine physiologischen Verhältnisse am Bewegungsapparat des Auges mehr vorliegen. Die Muskeln sind nicht mehr in funktionellem Kontakt mit ihren Gegenspielern; die Verhältnisse für propriozeptive Afferenzen aus der Orbita werden andere, womit die Innervation der gesamten Bewegung ebenfalls eine Veränderung erfahren kann. Es sind dies Fragen, die bei der vorliegenden Methodik zum mindesten noch offen stehen und die auch LORENTE DE NÒ (1927, 71) nicht befriedigend beantwortet hat, als ihm solche Einwände gemacht wurden. Schliesslich glauben wir auch sagen zu dürfen, dass für eine genauere Bestimmung der Schlagenebene oder überhaupt für die Registrierung fein abgestufter Augenbewegungen die Methode der einzelnen Augenmuskeln wenig geeignet ist. Es dürfte kaum möglich sein, aus den nur bedingt wahrheitsgetreuen Kurven der sechs einzelnen Augenmuskeln durch geometrische Addition der Wirkungsvektoren für jeden Zeitpunkt die jeweilige Bulbuslage und damit den Weg zum Beispiel des Corneascheitels auszurechnen, beziehungsweise zu rekonstruieren.

Eine andere Möglichkeit der Nystagmographie besteht in der Aufzeichnung von elektrischen Potentialen. So haben schon KÖLLNER und HOFFMANN (1922, 69) die Aktionsströme der freigelegten Augenmuskeln registriert und damit auf den entsprechenden Bewegungsablauf schliessen können. MEYERS (1929, 79) leitete Potentialschwankungen von der Gegend neben dem Auge ab und benützte diese Methode zur Nystagmographie. Allerdings glaubte der Autor, es handle sich dabei um Muskelaktionsströme, was sich auf Grund von Untersuchungen von MOWRER, RUCH und MILLER (1936, 80) als nicht den Tatsachen entsprechend erwies. Es sind diese Potentialschwankungen Ausdruck einer Lageveränderung der elektrischen Achse der corneo-retinalen Potentialdifferenz bei Augenbewegungen. JUNG und TÖNNIES (1939, 54, 1948, 55, 1948, 56) bauten auf diesem Phänomen eine für Untersuchungen am Menschen sehr zweckmässige Nystagmusregistriereinrichtung auf. Ein ähnliches Verfahren beschrieben zu ungefähr gleicher Zeit FENN und HURSH (1937, 27). Die Methode von JUNG und TÖNNIES dürfte in ihrer Art wohl die am besten ausgebaute sein; es können hier neben den horizontalen auch die vertikalen Bewegungskomponenten an beiden Augen zugleich aufgezeichnet werden. Das Hauptanwendungsgebiet liegt u. E. wohl auf klinischer Seite. Aber auch im Dienste der Forschung, besonders für Fragen der Erregbarkeitsverhältnisse, der Nystagmusfrequenz, der grösseren Schlagrichtung u. a. m. dürfte diese Methode, die sich offenbar bei Tieren auch anwenden lässt, bestens geeignet sein. Ihr grosser Vorteil besteht darin, dass bei geschlossenen Augen gearbeitet werden kann. Spezielle Massnahmen zur Eliminierung optischer Störeffekte sind daher nicht notwendig.

Für Versuche mit der besonderen Fragestellung hinsichtlich der Lage der Schlagenebene und auch der Lage des Bulbusmeridianes — als Indikator einer eventuellen Radrehung — musste eine prinzi-

piell andere Methode Verwendung finden, mittels welcher auch kleine Abweichungen der Schlagebene und des Bulbusmeridianes von der Ausgangsstellung zu registrieren sind. Eine solche Methode ist uns mit der *Kinematographie* in die Hand gegeben; eine Technik, die schon BIANCHETTI (1942, 13) und SCHATZMANN (1943, 86) bei ihren in unserem Institut durchgeführten Nystagmusversuchen verwendet hatten und die wir für die eigenen Versuche noch weiter ausgebaut haben. Das Prinzip der kinematographischen Registrierung, wie wir sie für die Nystagmusanalyse beim Kaninchen verwenden, besteht darin, dass während des Nystagmusablaufes das Auge gefilmt wird, und dass später der Film in der weiter unten genauer zu beschreibenden Weise ausgewertet wird. Wir verwenden eine 16 mm Normalfrequenzkamera von BELL und HOWELL, die in 8 cm Entfernung vom untersuchten (linken) Auge festgeschraubt wird und somit eine feste Relation (zum ebenfalls fixierten) Kopfe des Versuchstieres aufweist. Damit äussern sich Bewegungen der Bulbi in bezug auf den Kopf als entsprechende Bewegungen im Filme. Da das Kaninchenauge selbst keine eindeutigen und richtungsdefinierten Bezugspunkte oder -linien aufweist, wie etwa das der Katze, haben wir versucht, eine künstliche Bezugslinie an der Cornea anzubringen. Es hat sich am vorteilhaftesten erwiesen, für jede Versuchsserie ein Streifen feuchten Schreibmaschinenpapiers von 1×4 mm auf die anästhesierte Cornea aufzulegen, wo es nach einiger Zeit von selbst sehr gut haften bleibt.

Für die bei der Filmaufnahme notwendige Beleuchtung verwenden wir eine 1500-Watt-Nitralampe mit Metallschirm. Bei Versuchen mit postrotatorischem Nystagmus wird die Lichtquelle so aufgestellt, dass nach dem Abbremsen der Rotation das zu filmende Auge in etwa 50 cm Entfernung gerade gegenüber der Lampe steht. Diese Beleuchtung erlaubt ein Abblenden beim verwendeten Filmmaterial (Kodak, Super XX) auf 1:7 bis 1:8, was für die Erzielung scharfer Bilder wesentlich ist. Für die Versuche mit perrotatorischem Nystagmus, wo die Kamera mitrotiert, ist die Lichtquelle in der oberen Verlängerung der Drehachse aufgestellt. Ein mit dem Tier sich drehender Hohlspiegel wirft während der Rotation ständig einen Lichtkegel auf das linke Auge; die erzielte Lichtintensität erlaubt ebenfalls ein Abblenden auf 1:7.

Für die Auswertung werden die Filmstreifen mit einem Filmprojektor nach Ausschaltung des automatischen Transportmechanismus Bild für Bild aus einem Meter Entfernung auf ein in definierter Lage zum Projektor aufgehängtes Papier projiziert. Auf je einem Blatte zeichnet man die Endpunkte des Bezugstreifens, wie sie sich in jedem Projektionsbild darstellen, von je einer langsamen, also physiologisch wichtigen Phase ein, wie es aus Abbildung 5 hervorgeht. Durch Verbindung des untern und obern Endpunktes des Streifens je des ersten und letzten Bildes einer Phase erhält man vier Gerade H_1 , H_2 , V_1 , und V_2 , die mit der Horizontalen, respektive der Vertikalen — durch die Ränder des Filmbildes gegeben — je zwei Winkel einschliessen. Aus dem arithmetischen Mittel dieser beiden Winkel schliessen

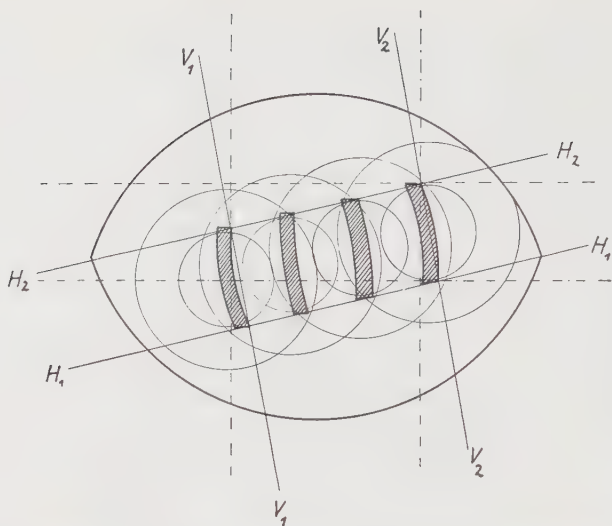


Abb. 5 Auswertungstechnik der Filmstreifen. Es sind vier aufeinanderfolgende Filmbilder, die zu einer langsamen Phase gehören, übereinander projiziert dargestellt. Durch Verbindung der Endpunkte der Papiermarke am Anfang und Ende der Phase erhält man vier Gerade V_1, V_2 und H_1, H_2 . Die Winkel, die diese Linien mit der Vertikalen, resp. Horizontalen einschliessen, ergeben die Lage der Schlagebene, resp. des (vertikalen) Bulbusmeridianes. Für die Auswertung wird das arithmetische Mittel aus beiden Winkeln verwendet.

wir auf den Winkel, den die Schlagebene mit der Horizontalen bildet, respektive auf den Winkel, den der Bulbusmeridian mit der Vertikalen einschliesst. Die Bezugsmarke kann primär nicht genau vertikal auf den Bulbus gelegt werden. Man bezeichnet daher die Lage des Bulbusmeridianes bei «Ruhe», das heisst ohne weitere äussere Bedingungsänderung, z. B. ohne Kippung, als Null-Lage, und jede weitere Lageveränderung wird zu dieser Ausgangsstellung in Beziehung gebracht. Um die Amplitude L des Nystagmus als auf die Sagittalebene projizierte Strecke zu errechnen, muss man den Vergrösserungsfaktor des Projektionsbildes gegenüber dem gefilmten Objekt kennen. Wir haben diesen Faktor, der von der Aufnahme- und Projektionsentfernung, sowie vom Öffnungswinkel der Kamera abhängig ist, empirisch ermittelt, indem wir einen Maßstab zuerst aus 8 cm Abstand gefilmt und dann auf 1 m Entfernung projiziert haben. Der Faktor ist 7,5:1. Da L' — die kinematographisch projizierte Amplitude — durchschnittlich ca. 25 mm beträgt, ist die Amplitude L des Nystagmus auf die Sagittalebene (d. h. auf die Tangentialebene im Corneascheitel) bezogen rund 3,5 mm. Um auf den Ausschlagwinkel ε , um den das Auge sich im Laufe der langsamen Phase dreht, schliessen zu können, muss man folgende Umrechnung vornehmen:

$$\frac{L}{2r} = \sin \frac{\varepsilon}{2}$$

wobei r — der Bulbusradius — beim Kaninchen 9 mm beträgt. Diese Umrechnung ist auch wesentlich für die Bestimmung der Bulbusbewegung um eine rostro-caudale Achse, d. h. ein Heben und Senken der Cornea bei vertikalem Nystagmus oder hauptsächlich bei tonischen Bulbusstellungsänderungen in diesem Richtungssinne, um diese grössenmässig mit den primär in Winkelgraden bestimmbaren Raddrehungen vergleichen zu können.

Hat man für jede langsame Nystagmusphase die Lage der Schlagebene bestimmt und auch eine eventuelle Raddrehung in ihrem quantitativen Ausmasse festgestellt, so geschieht die weitere Auswertung dadurch, dass man die erhaltenen Winkelwerte in Diagramme einträgt. Man kann zu diesem Zwecke sowohl die Lage der Schlagebene, als auch diejenige des Bulbusmeridianes als Gerade mit entsprechender Neigung senkrecht untereinander konform der zeitlichen Sukzession auftragen und erhält somit Anhaltspunkte über das Verhalten dieser Lagebeziehungen. Als zweckmässig hat sich uns eine andere Methode erwiesen, bei welcher die Winkelwerte der Schlagebene und der Bulbusraddrehung als abhängige Veränderliche in einem rechtwinkligen Koordinatensystem mit der Zeit oder der Nummer der Nystagmuszyklen als willkürliche Veränderliche eingetragen werden. Durch Verbindung der so erhaltenen Punkte bekommt man eine Kurve, welche das Verhalten der Nystagmusschlagebene oder des Bulbusmeridianes als Funktion in Abhängigkeit von der Zeit oder in Abhängigkeit von den einzelnen sich folgenden Nystagmuszyklen darstellt. Für die beiden beschriebenen Darstellungsarten verweisen wir auf die Abbildungen 8 und 9. Für quantitative Analysen lässt sich überdies noch der Durchschnitt der entsprechenden Winkelwerte für den Nystagmusablauf ausrechnen, wie es in den dargestellten Tabellen geschehen ist.

4. Kritik der Methode

Nach dieser Beschreibung der Methodik erachten wir es als notwendig, noch auf die Fehlerquellen und -möglichkeiten bei der Registrierung einzugehen. Ein erster, recht erheblicher Fehler kann bei der Bestimmung der Nystagmusamplitude auftreten. Die langsame Phase nimmt normalerweise etwa 4—5 Filmbilder in Anspruch, die sich mehr oder weniger gleichmässig auf die Bahn der Bezugsmarke verteilen. Zwischen den einzelnen Filmbildern, d. h. während der Filmtransportphase, wandert die Bezugsmarke um eine kleine Strecke weiter, so dass z. B. die den Umkehrpunkten benachbarten Abschnitte der Bulbusbewegung evtl. nicht mehr kinematographiert werden. Damit kommt es zu einer künstlichen Verkürzung der Amplitude. Bei vier Bildern pro Phase beträgt dieser Fehler im Durchschnitt etwa 25 %. Durch die Verwendung einer höheren Aufnahme Frequenz erhält man genauere Anhaltspunkte über den Verlauf der Nystagmusbewegung, was besonders an den Umkehrpunkten von hohem Interesse ist. Abbildung 6 zeigt ein Wegdiagramm, welches durch Zeitlupenaufnahme des postrotatorischen Ny-

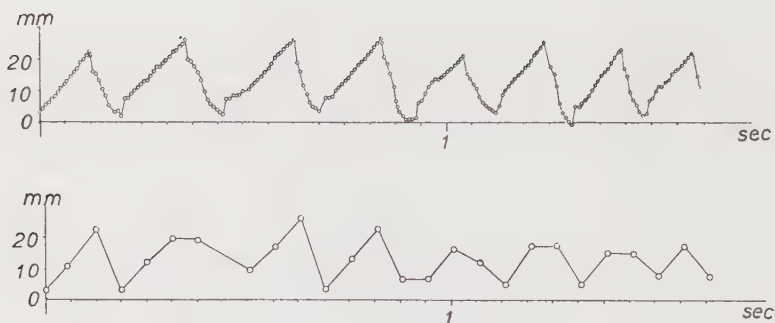


Abb. 6 Wegdiagramm der Corneamarke beim postrotatorischen Nystagmus. Die Abszisse ist als Zeitachse gedacht; auf der Ordinate ist der jeweilige Abstand der Papiermarke von einem Bezugspunkte des Schädels aufgetragen. Die Steilheit der Tangente an irgendeinem Kurvenpunkte zeigt die momentane Geschwindigkeit an. In der oberen Kurve wurde mit Zeitlupe gearbeitet (128 Bilder pro Sek.); für die untere Kurve wurde aus der obern nur jeder achte Bildpunkt verwertet. Es ergeben sich damit Verhältnisse, wie wir sie bei Normalfrequenzaufnahme vor uns haben. Man ersieht aus dieser Gegenüberstellung die verminderte Präzision besonders hinsichtlich der Amplitude bei Anwendung der kleinen Aufnahmefrequenz.

stagnus mit 128 Bildern pro Sekunde erhalten worden ist. (Aus: KOELLA und Mitarbeiter 1950, 67). Zur Veranschaulichung des Unterschiedes zwischen Normalfrequenzaufnahme und Zeitlupenaufnahme ist aus der Punkteschar der Zeitlupenkurve jeder achte Punkt herausgenommen und in ein zweites Koordinatensystem eingetragen worden. Diese zweite Kurve entspricht damit einer (normalen) Aufnahmefrequenz von 16 pro Sekunde. Es ist ersichtlich, wie die Genauigkeit der Registrierung erheblich abnimmt, und wie die Amplitude periodisch — als Interferenzerscheinung — eine ausgesprochene Verkleinerung zeigt. Die Vorteile der Zeitlupenaufnahme zeigen sich auch deutlich im Verlaufe der raschen Phase, welche bei Normalfrequenzaufnahme selten deutlich zur Darstellung kommt, womit eine quantitative Auswertung verunmöglicht wird, was aber, in Anbetracht der untergeordneten Bedeutung dieser Phase im Rahmen der Raumorientierung nicht ins Gewicht fällt. Für die Auswertung bezüglich der Lage der Schlagebene haben wir die Aufnahme mit Normalfrequenz vorgezogen und damit auf eine etwas grössere Genauigkeit der Auswertungsmethode verzichtet; dies aus ökonomischen Gründen und weil bei Verwendung der Normalfrequenzkamera der ganze Ablauf des Nystagmus registriert werden kann, während die Zeitlupenkamera nur kurze Aufnahmezeiten gestattet.

Eine zweite Fehlerquelle ergibt sich bei Auswertung in bezug auf die Raddrehung. Entsprechend der Abbildung 5 stellt sich der Papierstreifen bei Extremlagen wegen der Kugelform des Augapfels als stark schiefstehend dar, sofern er mit seinem grösseren Anteil oberhalb des Horizontalmeridianes aufgelegt wird. Es kann somit eine Raddrehung vorgetäuscht werden, obschon das Auge den Vertikalmeridian nicht verändert. Dieser Fehlerquelle

kann entgegengewirkt werden, indem man den Papierstreifen primär schon möglichst nahe am Horizontalmeridian auflegt, womit die Kontur des Streifens bei seitlichen Extremlagen wohl eine elliptische Form zeigt, die beiden Endpunkte des Streifens aber doch eine Gerade festlegen, die — sofern keine Raddrehung erfolgt ist — parallel der Bulbusvertikalen bleibt. Des weiteren ist auch zu sagen, dass die Raddrehung in bezug auf die Ausgangslage bestimmt wird; ein gleichartiger Fehler wird sich somit bei beiden Bestimmungen weitgehend kompensieren.

Eine dritte Fehlermöglichkeit liegt auch in der Lagebeziehung der Kamera zum Objekt begründet. Wenn diese nämlich nicht so befestigt wird, dass die optische Achse sowohl in der Frontal-, als auch in der Horizontalebene des Tieres liegt, werden eine Raddrehung und eine Verdrehung der Schlagebene sich als etwas verkürzt und somit verkleinert darstellen. Allerdings ist dieser Fehler sehr gering, so dass ihm keine weitere Aufmerksamkeit geschenkt werden muss.

Eine vierte Fehlerquelle entsteht dadurch, dass durch Unschärfe des Filmbildes und durch ungenaues Einzeichnen der entsprechenden Punkte Abweichungen von den effektiven Werten auftreten können. Mit einiger Übung lässt sich aber dieser Fehler weitgehend eliminieren. Dass unsere Technik für die konkrete Fragestellung sich als recht geeignet erweist, wird durch die ebenmässige experimentell erhaltene (Sinus-)Kurve in Abbildung 17 B (oberste Kurve) dokumentiert.

Ein Nachteil haftet unserer Methode an, nämlich die Notwendigkeit, am offenen Auge zu arbeiten. Bei Verwendung eines geeigneten Versuchstieres fällt er aber — wie schon dargelegt — nicht schwer ins Gewicht.

Resultate

1. Der Nachnystagmus bei postrotatorischen Lageänderungen des Versuchstieres

Fragestellung: Diese erste Versuchsserie wurde in der Absicht unternommen, den Einfluss einer Stellungsänderung des Versuchstieres im Schwerfeld auf die Schlagebene des Nachnystagmus kennenzulernen. Um einen Lagewechsel der Schlagebene im Sinne einer Verdrehung gegenüber der Ausgangslage hervorrufen zu können, musste die Stellungsänderung des Tieres — mit Rücksicht auf die seitlich liegenden Augen des Kaninchens — in der Sagittalebene erfolgen.

Versuchsanordnung: Für die allgemeinen Versuchsbedingungen können wir auf das oben Gesagte (S. 22 ff.) verweisen. Die Tiere rotierten während einer Minute gleichförmig; die Rotation wurde hierauf brüsk unterbrochen und das Tier nach den ersten Nystagmusschlägen durch Neigen der Drehscheibe in der Sagittalebene mit dem Kopf nach oben um einen bestimmten Winkel gekippt. Der Kippwinkel betrug für die verschiedenen Einzelexperimente 0° (Kontrollfälle), 15° , 30° und 45° . Um andere Einflüsse als

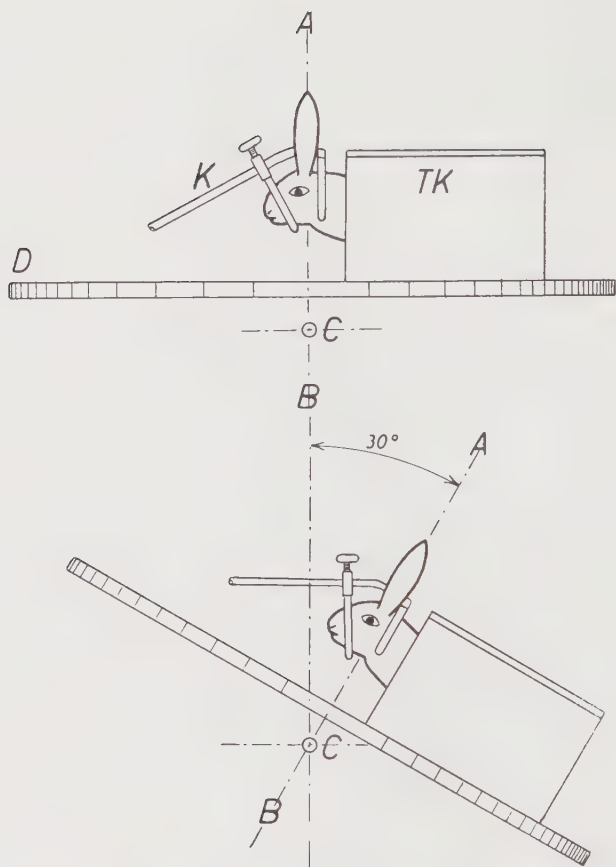


Abb. 7 Versuchsanordnung. D = Drehscheibe; K = Kopfhalter; TK = Tierkästchen; A B Drehachse; C die zur Bildebene senkrecht stehende Kippachse. Oben: Lage des Versuchstieres während der Drehung; unten: Lage des Versuchstieres nach dem Abbremsen und nach erfolgter Kippung. (Aus Koella, 1947, 62.)

diejenigen der Stellungsänderung auszuschalten, wurden die Tiere durch Einbetten in ein Versuchskästchen ruhiggestellt, Bewegungen des Kopfes gegenüber dem Rumpfe durch Fixieren des Kopfes verunmöglicht. Die Filmkamera wurde jeweils kurz vor Abbremsen der Rotation in Gang gesetzt, so dass auf jeden Fall die ersten Schläge des Nachnystagmus mitregistriert wurden. Ausser der Lage der Schlagebene bestimmten wir bei der Analyse der Filmstreifen auch die Lage des (vertikalen) Bulbusmeridianes als Indikator einer eventuellen Raddrehung des Bulbus für jeden Nystagmuszyklus. Zur Illustrierung des Gesagten sei auf Abbildung 7 verwiesen.

Ergebnisse: Es lässt sich auf Grund der Ergebnisse von 25 Einzelversuchen feststellen, dass ein Stellungswechsel des Versuchstieres während

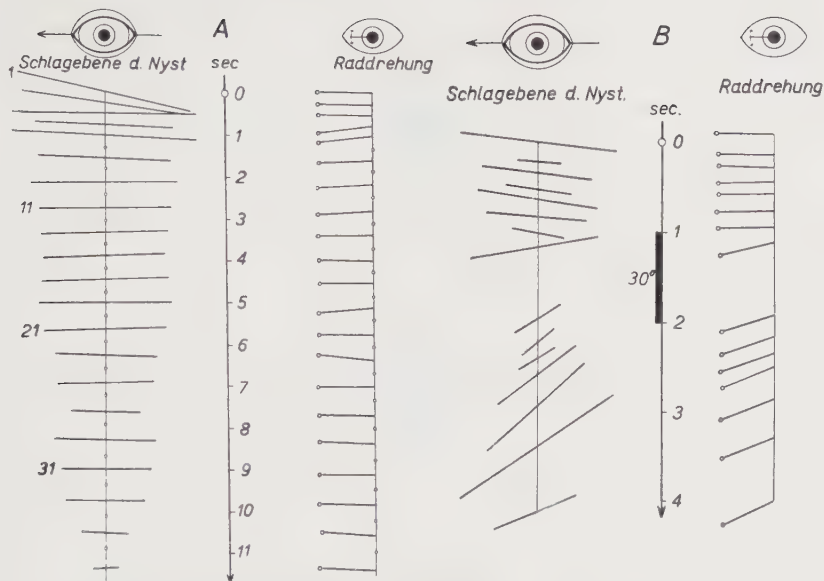


Abb. 8 A: Lage der Schlagenebene und des horizontalen Halbmeridians nach Drehen während einer Minute und nachherigem Stoppen ohne Kippung. Die Lage der Linien in der Säule links zeigt die Lage der Schlagenebene am linken Auge. Die Linien rechts entsprechen der Lage des (ursprünglich) horizontalen Halbmeridians. B: Schlagenebene und Stellung des horizontalen Halbmeridians beim Nachnystagmus nach einer Kippung um 30° in der Sagittalebene. Man beachte die Drehung von Schlagenebene und Meridian. (Aus Koella, 1947, 62.)

des Nachnystagmus eine Lageänderung der Nystagmus-Schlagebene zur Folge hat. Ausserdem kommt es auch zu einer gleichsinnigen Raddrehung der Bulbi. Das Verhalten der Schlagenebene einerseits und des Bulbusmeridians als Indikator der Raddrehung andererseits ist in Abbildung 8 für einen Fall bei Kippung um 30° veranschaulicht, dem ein Kontrollfall ohne postrotatorische Kippung gegenübergestellt ist.

Die quantitativen Verhältnisse bei den gleichen Fällen kommen in der kurvenmässigen Darstellung noch besser zum Ausdruck. Die entsprechenden Kurven der Abbildung 9 A zeigen deutlich, wie ohne Kippung die Schlagenebene sich nicht erheblich von der Nulllinie entfernt, was besagen will, dass sie dauernd annähernd horizontal bleibt. Ebenso behält der Bulbusmeridian — abgesehen von nur kleinen Abweichungen — seine Ausgangslage bei. Den Einfluss der Kippung um 30° erkennt man in Abbildung 9 B: sowohl die Kurve der Schlagenebene, als auch diejenige des Bulbusmeridians steigen an, um sich nach abgeschlossener Stellungsänderung des Tieres — abgesehen von kleineren Schwankungen — auf ein neues Niveau einzustellen. Deutlich tritt bei dieser Darstellungsart in Erscheinung, wie die Lageänderung der Schlagenebene erheblich stärker ist als diejenige des Bulbusmeridians. Des weiteren fällt auf, dass die schon erwähnten Schwan-

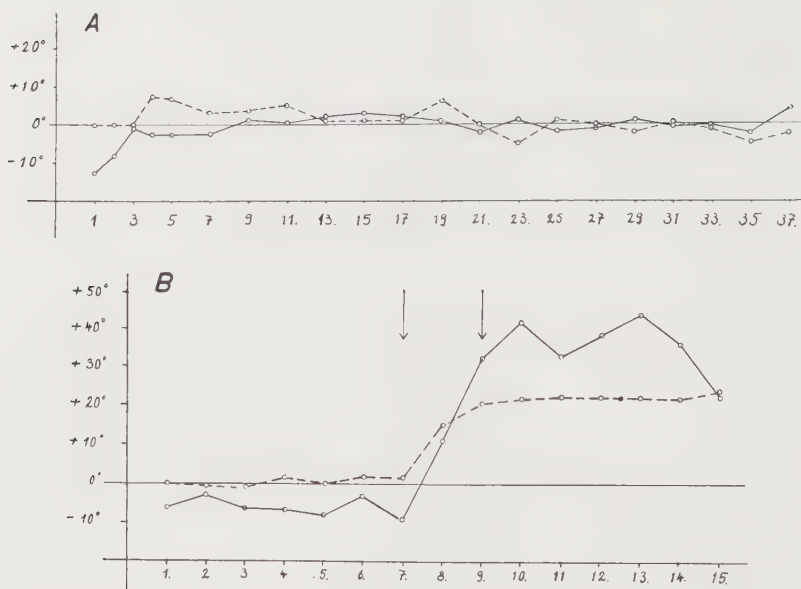


Abb. 9 Kurvenmässige Darstellung der Lageverhältnisse der Schlagebene (—) und des horizontalen Halbmeridianes (-----). Auf der Abszisse sind die einzelnen Nystagmus-schläge numeriert eingetragen, auf der Ordinate die beobachteten Winkelwerte, wobei eine Drehung des Bulbus bzw. eine Neigung der Schlagebene in dem dem Uhrzeiger entgegengesetzten Sinne auf dem positiven Ordinatenenteil, eine Drehung im Uhrzeigersinne auf dem negativen Ordinatenenteil eingetragen ist. A: Nach dem Drehen horizontal belassenes Tier; man beobachte das «Pendeln» der Schlagebene und des Horizontalmeridianes um die Horizontalebene sowie die gegenseitige Unabhängigkeit dieser Bewegungen. B: Nach dem Drehen wird das Tier in der Sagittalebene mit dem Kopf nach oben um 30° gekippt. Das Kippen erfolgt zwischen den beiden Pfeilen. Man erkennt die rasche, aber unvollständige «Angleichung» der Bulbusstellung an die neue Lage im Raume mit Hilfe einer Raddrehung, während die Neigung der Schlagebene nachhinkt, jedoch grössere Winkelwerte erreicht. Die Raddrehung bleibt nach der Kippung ziemlich konstant, die Schlagebene wechselt hingegen ihre Lage stark. (Aus Koella, 1947, 62.)

kungen der einen Kurve mit denen der andern zeitlich nicht parallel gehen. Es sind dies zwei Beobachtungen, welche wir bei allen Versuchen machen konnten, und auf deren Bedeutung wir bei der Interpretation der Ergebnisse weiter unten noch eingehen werden.

In der Abbildung 10 haben wir das beschriebene Verhalten — wiederum für die beiden gleichen Fälle — noch auf eine dritte Art zur Darstellung gebracht; es zeigt sich dabei besonders deutlich der «kompensatorische» Charakter der Lageänderung von Schlagebene und Bulbusmeridian. Wenn — wie es hier geschehen ist — Stellungenänderung des Tieres und Lagewechsel der Schlagebene, respektive des Bulbusmeridianes, auf den Raum, d. h. auf die Richtung des Schwerfeldes bezogen werden, erkennt man, dass sowohl Schlagebene, als auch Bulbusmeridian ihre Lage bezüglich des Lotes bei-

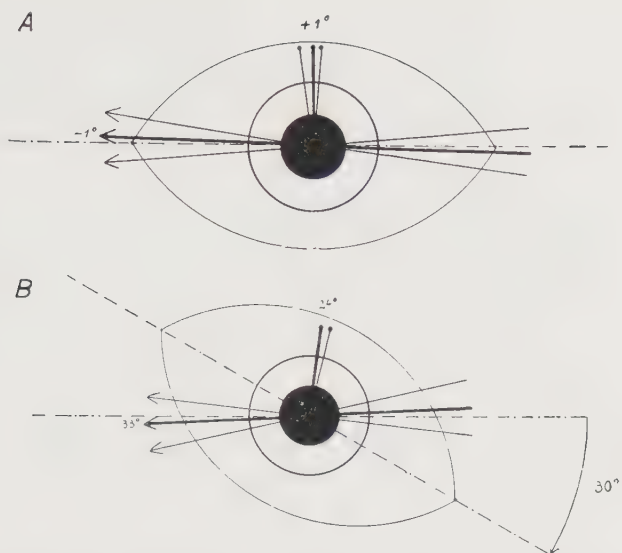


Abb. 10 Darstellung der Verhältnisse aus Abb. 8 und 9 zur Veranschaulichung des «kompensatorischen» Charakters des Vorganges. Der dicke horizontale Pfeil stellt den Durchschnitt der beobachteten Winkelwerte der Schlagebenenneigung dar; der dicke vertikale Strich repräsentiert die durchschnittliche Lage des Vertikalmeridianes. Dünn ausgezogen sind die Extremwerte dargestellt. A: Beim horizontal belassenen Tier. B: Beim um 30° gekippten Tier. (Aus Koella, 1947, 62.)

behalten, unabhängig von der Stellung, welche das Tier im Raume einnimmt. Für die quantitativen Verhältnisse bei den einzelnen Versuchen verweisen wir auf die beigegebene Tabelle 1.

2. Der Einfluss propriozeptiver Halsreflexe auf den Nachnystagmus

Fragestellung: Bei den vorgängig beschriebenen Versuchen konnten wir feststellen, dass bei einer Kippung des Versuchstieres in der Sagittalen die Schlagebene des Nachnystagmus eine Lageänderung mitmacht. Gleichzeitig kommt es auch zu einer Lageänderung des Bulbusmeridianes im Sinne einer Raddrehung. Das letztgenannte Phänomen ist für das ruhende Auge — also ohne Nystagmus — schon lange bekannt; die Lageänderung des Kopfes in bezug auf das Lot muss hierfür verantwortlich gemacht werden. Wir werden weiter unten zu zeigen imstande sein, dass auch für den Lagewechsel der Nystagmusschlagebene die Lageänderung des Kopfes gegenüber der Richtung des Gravitationsvektors als Ursache angesehen werden muss. Wenn wir hier vorgreifen und auf die gleichartige Entstehungsweise beider Phänomene hinweisen, so geschieht dies lediglich, um den Ausgangspunkt für die im folgenden beschriebenen Experimente klar herausarbeiten zu können. — Ferner konnten BARANY (1907, 5) und nachher DE KLEIJN (1921, 57) nachweisen,

dass eine Raddrehung der Bulbi beim Kaninchen nicht nur durch eine Stellungsänderung des Tieres im Raume, sondern auch durch Bewegungen des Rumpfes gegenüber dem im Raume ruhigstehenden Kopf hervorgerufen werden kann. Der letztgenannte Autor führte diese Augenbewegungen auf in der Halsgegend entspringende propriozeptive Afferenzen zurück. Wir selbst konnten in Kontrollversuchen solche Effekte ebenfalls beobachten (1947, 64). Die entsprechenden Ausschläge sind aber wesentlich geringer, als diejenigen, welche durch die Lageänderung des Schwerevektors ausgelöst werden. — Bei Kenntnis dieses Sachverhaltes musste man sich fragen, ob durch eine Bewegung des Rumpfes gegenüber

Kippwinkel	Kompensatorische Raddrehung			Neigung der Schlagebene		
	Durchschnitt	Maximum	Minimum	Durchschnitt	Maximum	Minimum
15°	+ 6°	+ 10°	+ 3°	+ 20°	+ 28°	+ 18°
	+ 5°	+ 10°	0°	+ 17°	+ 22°	+ 3°
	— 5°!	— 2°	— 6°	+ 18°	+ 27°	+ 11°
	+ 15°	+ 18°	+ 11°	+ 14°	+ 17°	+ 10°
	+ 14°	+ 18°	+ 10°	+ 16°	+ 22°	+ 13°
	+ 18°	+ 21°	+ 15°	+ 18°	+ 23°	+ 14°
30°	+ 19°	+ 21°	+ 17°	+ 25°	+ 31°	+ 15°
	+ 22°	+ 25°	+ 18°	+ 32°	+ 42°	+ 23°
	+ 20°	+ 27°	+ 18°	+ 32°	+ 46°	+ 21°
	+ 20°	+ 23°	+ 19°	+ 30°	+ 38°	+ 19°
	+ 6°	+ 10°	+ 4°	+ 33°	+ 40°	+ 22°
	+ 24°	+ 24°	+ 17°	+ 33°	+ 43°	+ 24°
45°	+ 22°	+ 23°	+ 21°	+ 30°	+ 37°	+ 20°
	+ 24°	+ 27°	+ 19°	+ 37°	+ 52°	+ 22°
	+ 22°	+ 24°	+ 20°	+ 27°	+ 30°	+ 25°
	+ 32°	+ 33°	+ 30°	+ 39°	+ 52°	+ 33°
	+ 31°	+ 32°	+ 29°	+ 22°	+ 41°	— 3°!
	+ 10°	+ 14°	+ 6°	+ 50°	+ 66°	+ 14°
	+ 28°	+ 34°	+ 24°	+ 40°	+ 51°	+ 22°
	+ 26°	+ 29°	+ 24°	+ 40°	+ 50°	+ 29°
	+ 34°	+ 35°	+ 33°	+ 41°	+ 49°	+ 29°

Tabelle 1 Raddrehung und Neigung der Schlagebene des Nachnystagmus bei Kippung in der Sagittalebene nach vorangegangenem Drehen der Tiere um eine vertikale, cranio-basale Achse. In der ersten Kolonne sind die Kippwinkel, in der zweiten die Mittelwerte der kompensatorischen Raddrehung für die Zeit nach erfolgter Kippung, in der dritten und vierten Kolonne die entsprechenden Maxima und Minima eingetragen. Es folgen in den nächsten Kolonnen die Mittelwerte und Extremwerte für die Neigung der Schlagebene. Man beachte die starke «Streuung» der Werte für die kompensatorische Raddrehung bei den verschiedenen Versuchen. Des weiteren erkennt man die fast durchweg weitergehende Kompensation der Kippung durch die Schlagebene gegenüber der Raddrehung.

(Aus Koella, 1947, 62.)

dem im Raume fixierten Kopfe, also durch Reizung propriozeptiver Endapparate, Lageveränderungen der Schlagebene als Parallelerscheinung zur Raddrehung auszulösen sind. Die vorliegende Versuchsserie wurde in der Absicht unternommen, diese Frage experimentell zu untersuchen.

Versuchsanordnung: Zum methodischen Vorgehen sei bemerkt, dass nach Abbremsen der Rotation, d. h. also während des Nachnystagmus der Rumpf um eine durch die Mitte des Halses verlaufende transversale Achse gegenüber dem Kopfe gehoben wurde. Die Kippwinkel betrugen 0° (Kontrollversuche), respektive 15° , respektive 30° . Abbildung 11 zeigt die Verhältnisse vor und nach der Rumpfkippung.

Ergebnisse: Auf Grund dieser Untersuchungen liess sich feststellen, dass durch eine Stellungsänderung des Rumpfes gegenüber dem im Raume ruhigstehenden Kopfe in der Tat eine Lageänderung der Nystagmusschlagebene hervorgerufen werden kann. Die Ausschläge sind allerdings nur klein; ein Verhalten, das aber in Anbetracht der ebenfalls nur kleinen, auf gleiche

Vers. Nr. Winkel	Vor dem Rumpfheben				Nach dem Rumpfheben				Differenz		
	Merid	Schlagebene			Merid	Schlagebene			Merid	Sehl. ebene	
	Mit A	Mit B	Max.	Min.	Mit C	Mit D	Max.	Min.	Mit C-A	Mit D-B	
15°	7	− 8,9	− 5,9	− 1,5	−15,5	−11,4	− 1,4	+10,0	− 6,5	− 2,5	+ 4,5
	20	+ 3,7	− 4,0	− 3,5	− 4,5	+ 5,4	− 2,0	− 1,0	− 3,5	+ 1,7	+ 2,0
	21	+ 7,0	− 2,0	0,0	− 4,0	+ 7,3	0,0	+ 1,0	− 1,0	+ 0,3	+ 2,0
	29	− 7,6	− 0,8	0,0	− 1,5	− 6,3	+ 1,9	+ 5,5	− 1,1	+ 1,3	+ 2,7
	31	− 7,2	− 5,0	+ 2,0	− 8,5	− 7,9	+ 1,2	0,0	− 2,0	− 0,7	+ 3,8
	39	−13,7	+ 7,0	+13,0	+ 4,0	−20,0	+14,0	+33,5	+ 2,0	− 6,3	+ 7,0
	42	−13,0	+13,3	+20,0	+ 5,5	−18,5	+21,6	+33,5	+ 9,5	− 5,5	+ 8,3
30°	17	+ 5,1	+ 3,6	+ 6,0	+ 1,0	+ 6,5	+ 7,7	+24,0	−12,0	+ 1,4	− 4,1
	18	+ 6,0	− 1,3	+ 1,0	− 2,5	+ 7,1	+ 1,7	+ 6,5	− 0,5	+ 1,1	+ 3,0
	19	+ 4,6	− 3,2	− 1,5	− 4,5	+ 7,5	+ 0,2	+ 2,5	− 2,5	+ 2,9	+ 3,4
	26	+ 5,1	+ 1,0	+ 3,0	− 0,0	+ 1,2	− 1,5	+ 3,5	−15,0	− 3,9	− 2,5
	28	+ 5,9	+ 1,6	+ 3,0	− 0,5	+ 0,4	+ 3,0	+12,5	− 4,0	− 5,5	+ 1,4

Tabelle 2 Einfluss des Rumpfhebens auf die Lage des Bulbusmeridianes (Raddrehung) und der Schlagebene. Die einzelnen Versuche sind untereinander eingetragen. Mit den Zahlen sind Winkelgrade gemeint. Ein Plus-Zeichen bedeutet eine Drehung des Meridianes bzw. der Schlagebene am linken Auge entgegengesetzt dem Uhrzeigersinne, ein Minuszeichen in Richtung des Uhrzeigers. Mit = arithmetisches Mittel der Werte vor oder nach dem Rumpfheben; Max = maximaler Ausschlag in «positiver» Richtung; Min = minimaler Ausschlag in «negativer» Richtung. Die «Differenz» wurde durch Subtraktion der Mittelwerte vor dem Rumpfheben von denjenigen nach dem Rumpfheben erhalten und zeigt damit den Erfolg des Reizes. Man beachte den relativ kleinen Ausfall dieser Differenz, ferner das meist starke Auseinanderweichen von «Max» und «Min» nach dem Rumpfheben.

(Aus Koella, 1947, 64.)

Art hervorgerufenen Raddreheffekte verständlich ist. Das Verhalten der Schlagebene und des Bulbusmeridianes wird in Abbildung 12 an einem Beispiel kurvenmässig dargestellt. Tabelle 2 gibt über die quantitativen Verhältnisse beim gesamten verwerteten Material Auskunft.

3. Der Einfluss von Stellungsänderungen des Kopfes auf den Nachnystagmus

Fragestellung: In den beiden vorangegangenen Abschnitten hatten wir uns mit der Beobachtung beschäftigt, dass einerseits durch Stellungsänderungen des Versuchstieres im Raume (bei gegenüber dem Kopfe ruhigstehendem Rumpfe) und anderseits durch Rumpfbewegungen (gegenüber dem im Raume fixierten Kopfe) ein Lagewechsel sowohl der Nystagmusschlagebene, als auch des Bulbusmeridianes — letzteres im Sinne einer Raddrehung — ausgelöst werden kann. Wird bei einem Kaninchen — ausgehend von der Normallage — der Kopf bei im Raume fixiertem Rumpfe in Richtung nach oben passiv bewegt, so kommt es zu einem Stellungswechsel des Gravitationsvektors in bezug auf den Kopf und zur Reizung von propriozeptiven Elementen am Halse. Der beobachtete Effekt — eine Raddrehung der Bulbi — kann nach DE KLEIJN (1921, 57) als Summationswirkung der Schwerkrafteinflüsse und der Halspropriozeptivität aufgefasst werden, indem er ausgesprochen grösser ist, als bei alleiniger Reizung des Innenohres. — Die hier beschriebenen Versuche wurden von einem Mitarbeiter des Institutes [FORSTER (1949, 35)] in der Absicht ausgeführt, zu untersuchen, ob beim Nachnystagmus — parallel zum Verhalten des Bulbusmeridianes — ebenfalls ein solcher Summationseffekt nachzuweisen ist, ob nämlich die Lageänderung der Nystagmusschlagebene eine grössere ist, wenn nach Abbremsen der Rotation nur der Kopf bei im Raume fixiertem Rumpfe gehoben und nicht das ganze Tier mit gegenüber dem Rumpfe unbeweglichem Kopfe gekippt wird.

Tabelle 3 Lage des Bulbusmeridianes und der Schlagebene des Nachnystagmus vor und nach dem Kopfheben nach vorangehender Rotation der Tiere in der Horizontalebene. Die aus den einzelnen Versuchen ermittelten durchschnittlichen Werte der Bulbusraddrehung und Schlagebenenendrehung in Winkelgraden sind untereinander eingetragen, wobei am linken Auge eine dem Uhrzeigersinne entgegengesetzte Drehung mit positivem Vorzeichen bezeichnet ist. Die beim Kopfheben auftretende kompensatorische Bulbusraddrehung ergibt sich aus der Differenz der postrotatorischen Mittelwerte der Meridianstellung vor und nach dem Kopfheben (C—B). In den Kontrollfällen mit horizontal belassenem Kopfe zeigt sich gegenüber der perrotatorischen Lage des Bulbusmeridianes ebenfalls eine gewisse Raddrehung während der Dauer des Nachnystagmus (B—A). Auch nach Abklingen des letzteren bleibt eine leichte Rotation des Auges mit dem oberen Cornealpol nach vorne bestehen (E—A). Man erkennt auch hier die praktisch vollständige Kompensation der Kopfbewegung durch eine entsprechende Gegendrehung des Bulbusmeridianes und der Schlagebene. Die Durchschnittswerte der Raddrehung sind bei kleinen Kippwinkeln (10° und 15°) etwas höher bei grosseren (20° und 30°) dagegen niedriger als diejenigen der Schlagebenenendrehung. (Aus Forster, 1949, 35.)

Tabelle 3

Kipp- winkel	Bulbusmeridian							Schlagebene	
	Perrot. Lage	Während Nystagmus		Endlage	Differenz			Kopf in Normallage	Nach dem Kopfheben
		Kopf in Normallage	nach dem Kopfheben		B-A	C-B	E-A		
0°	-12 0 + 5 + 4 - 3 D	- 4 + 6 +11 + 7 + 3		-6 +3 +5 +7 +1	+8 +6 +6 +3 +6 +6		+6 +3 0 +3 +4 +3	+1 +1 +7 +3 +3 +3	
10°	+ 4 + 4 + 5 + 5 + 3 - 1 0 - 1 D	+ 5 + 4 + 6 + 5 + 5 + 4 0 0	+19 +17 +18 +19 +18 +14 +14 +13			+14 +13 +12 +14 +13 +10 +14 +13 +13	0 -3 0 -6 -1 0 -1 +1 -0,5	+10 + 8 +10 +10 +10 +14 +11 +12 +10,5	
15°	+ 1 + 1 + 5 + 2 0 D	+ 5 + 3 + 5 + 6 + 8	+24 +22 +24 +26 +23			+19 +19 +19 +20 +15 +18	-6 -8 -2 -1 +5 -0,5	+13 + 5 +13 +17 +21 +14,5	
20°	- 3 0 - 4 - 6 - 5 - 2 - 3 0 - 5 - 1 -13 - 7 - 5 + 4 D	0 + 4 - 2 + 4 0 + 3 + 2 - 1 - 2 + 7 - 8 - 2 0 + 6	+21 +29 +22 +28 +16 +22 +23 +21 +20 +25 +15 +20 +21 +29			+21 +25 +24 +24 +16 +19 +21 +22 +22 +18 +23 +22 +21 +23 +21 +23 +21	-2 0 -6 -5 +4 +2 +1 +3 +5 +1 -6 0 -1 -8 0	+15 +16 +24 +28 +20 +19 +20 +28 +28 +25 +23 +24 +25 +26 +23	
30°	- 2 - 7 0 + 9 + 2 - 1 - 1 + 1 0 - 2 + 4 - 2 + 3 - 1 D	- 2 - 2 + 2 +15 + 5 + 2 - 2 +15 + 5 - 1 + 5 + 5 + 6 + 1	+23 +18 +26 +39 +32 +34 +28 +35 +32 +28 +44 +29 +31 +32			+25 +20 +24 +24 +27 +32 +30 +20 +27 +29 +39 +25 +25 +31 +27	-1 +3 0 +5 -3 -3 0 +2 0 -3 -1 +1 +4 0 +0,5	+27 +25 +26 +28 +28 +26 +28 +30 +33 +31 +36 +33 +32 +27 +29	

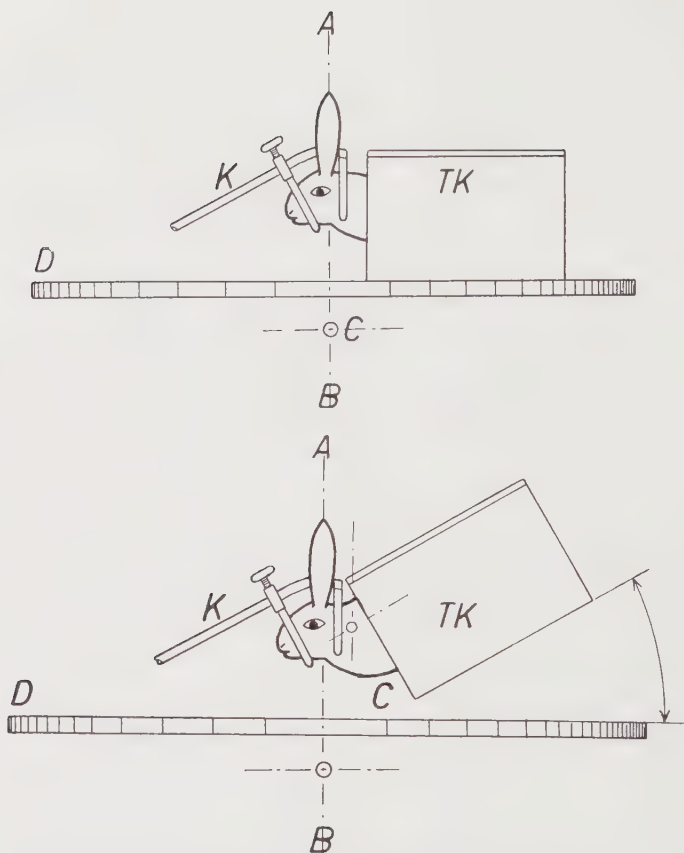


Abb. 11 Versuchsanordnung. Die obere Abbildung zeigt die Lage des Versuchstieres während der Drehung, die untere die Lage nach dem Abbremsen und nach Rumpfheben um 30° . Man beachte, dass der Kopf seine Stellung im Raume beibehält. A-B = Drehachse; TK = Tierkästchen; K = Kopfhalter; C = Achse, um welche der Rumpf gehoben wird.
(Aus Koella, 1947, 64.)

Versuchsanordnung: Die Versuchstiere wurden während einer Minute gleichförmig rotiert. Dann wurde abgebremst und hierauf der Kopf um eine durch die Halsgegend verlaufende transversale Achse gehoben. Die Hebewinkel betrugen bei den insgesamt 76 Versuchen 0° (Kontrollen), respektive 10° , 15° , 20° und 30° . Der Rumpf des Tieres blieb, durch Polsterwatte im Tierkasten festgehalten, in Normallage. Zusammen mit dem Kopfe wurde auch die Filmkamera um den gleichen Winkel gehoben. Somit blieb das räumliche Verhältniss zwischen Auge und Registrierapparat dasselbe. Abbildung 13 zeigt die Versuchsanordnung.

Ergebnisse: Bei solchem Vorgehen lässt sich wiederum eine ausgesprochene Lageänderung der Schlagebene beobachten (Abbildung 14).

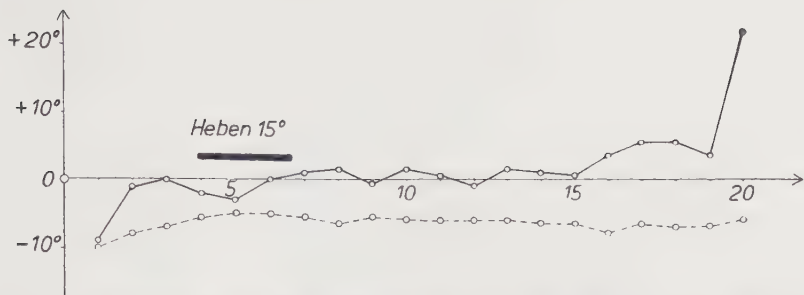


Abb. 12 Kurvenmässige Darstellung eines typischen Versuches (29). — Lage der Schlag-ebene; ----- Lage des Bulbusmeridianes. Auf der Abszisse sind die langsamen Phasen der einzelnen Nystagmuszyklen numeriert eingetragen; die Grösse der Ordinate zeigt den Abweichewinkel der Schlagebene von der Horizontalen bzw. des Bulbusmeridianes von der Vertikalen jeweils während der langsamen Phase. Drehungen im der Rumpfbewegung entsprechenden Sinne (am linken Auge entgegengesetzt dem Uhrzeiger) sind mit positivem Vorzeichen, entgegengerichtete Ausschläge mit einem Minuszeichen eingetragen. Die primäre Abweichung des Bulbusmeridianes von der Vertikalen rührt davon her, dass die Papiermarke primär nicht genau senkrecht auf dem Auge angeheftet wurde, was aber für die Beurteilung einer Drehung nicht wesentlich ist. Die schwarze Marke zeigt den Beginn und Abschluss des Rumpfhebens. Man beachte das mässige aber doch deutliche Ansteigen der ausgezogenen Kurve, was bedeutet, dass die Schlagebene sich mit dem rostralen Pol nach unten neigt. Des weiteren erkennt man das eher gegensätzliche Verhalten des Bulbusmeridianes. Das starke Abweichen der Schlagebene vom Mittelwert beim ersten und letzten Zyklus konnte öfters beobachtet werden. Da es sich um offensichtlich unspezifische Abweichungen handelt, wurden die ersten und letzten Winkelwerte für die Mittelwertsbe-rechnung nicht in Betracht gezogen. (Aus Koella, 1947, 64.)

Daneben tritt auch eine Raddrehung auf, wie sie — ohne Nystagmus — schon von DE KLEIJN beschrieben wurde. Tabelle 3 gibt Aufschluss über die zahlen-mässigen Verhältnisse der Versuchsergebnisse. Es erhellt aus dieser Zusammen-stellung beim Vergleich mit den Resultaten in Tabelle 1 und 2, dass ein Summationseffekt, wie er von DE KLEIJN für die Raddrehung angenom-men wurde, bezüglich der Schlagebene nicht nachzuweisen ist, während die Raddrehung deutlich grössere Winkelwerte aufweist, wenn auf die eben be-schriebene Weise gereizt und nicht — wie in vorausgegangenen Versuchen — das Tier mit gegen den Rumpf fixiertem Kopfe gekippt wird. Nun war aller-dings der Lagewechsel der Schlagebene schon in den unter «1» beschrie-benen Versuchen winkelmässig so gross, dass die Kippung wenigstens für die Winkel von 15° und 30° «kompensiert» wurde, während die Raddrehung gegenüber dem Kippwinkel ein deutliches Minus aufwies. In den vorliegen- den Versuchen zeigen sowohl Raddrehung als auch Lagewechsel der Schlag-ebene eine unverkennbare Tendenz zur vollständigen Kompensation des Stellungswechsels des Kopfes. In der separaten Publikation [FORSTER, (1949, 35)] wurde dieses Verhalten eingehend diskutiert; es wurde ange-nommen, dass es offenbar das Resultat einer sinnvollen Verarbeitung der verschiedenen Reizwirkungen ist. Während im Falle der Raddrehung die Summation der beiden Effekte ein zweckmässiges Verhalten im Sinne einer

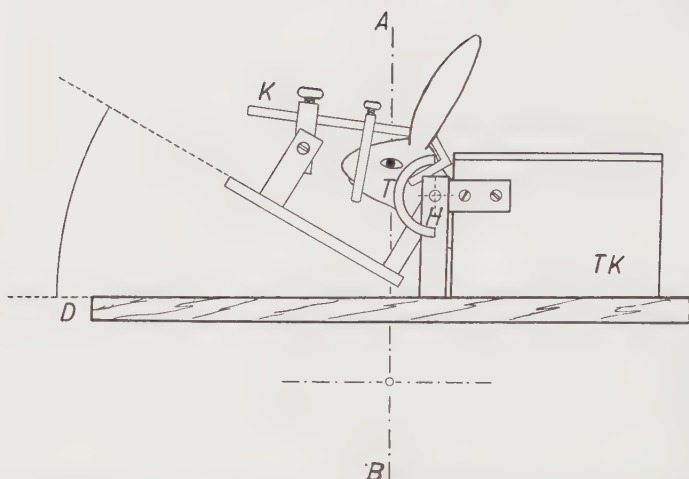


Abb. 13 Versuchsanordnung: Situation nach Kopfheben um eine horizontale, durch die untere Halswirbelsäule verlaufende Achse H. A — B = Rotationsachse; D = Drehscheibe; K = Kopfhalter; TK = Tierkästchen; T = Transporteur als Reizsignal und Neigungsanzeiger. (Aus Forster, 1949, 35.)

vollständigen Kompensation des Stellungswechsels des Kopfes darstellt, würde umgekehrt beim Lagewechsel der Schlagebene Summation *Überkompensation*, d. h. also Fehlleistung bedeuten. Es wird vermutet, dass Hemmungswirkungen im Spiele sind, welche diese Überkompensation durch Ausschaltung möglicherweise des propriozeptiven Effektes von seiten des Halses verhindern.

4. Das Verhalten des Andrehnystagmus bei Drehungen um nicht lotrechte Achsen

Fragestellung: Wenn beim *postrotatorischen* Nystagmus neben dem speziellen momentanen Erregungsbild der Bogengänge für die definitive Festlegung der Schlagebene auch die Stellung des Tieres im Raume eine Rolle spielt, sollte auch beim *perrotatorischen* Nystagmus eine Lageänderung der Schlagebene zu beobachten sein, wenn (bei konstantem Erregungsbild aus den Bogengängen) das Tier seine Stellung im Schwerfeld ändert. Eine solche Situation haben wir vor uns, wenn wir ein Versuchstier in Normallage auf die Drehscheibe setzen und diese um eine nicht lotrechte Achse rotieren. Durch das Andrehen, d. h. also durch die primäre Winkelbeschleunigung kommt es zu einer relativen Endolymphströmung in bestimmten Bogengängen und damit zu einem definierten Erregungsbild, das — ohne sich qualitativ zu verändern, aber langsam abklingend — den *perrotatorischen* Nystagmus hervorruft. Während der Rotation um die schiefstehende Achse wird jedoch die Stellung des Kopfes und damit des Labyrinthes im Raume ständig wechseln, wie es Abbildung 15 zeigt. Der

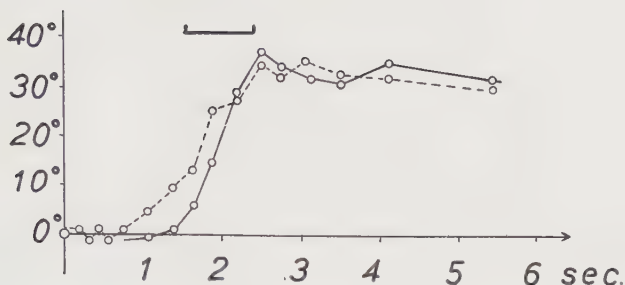


Abb. 14 Kurvenmässige Darstellung eines typischen Versuchs. Kopfheben um 30° . — Lage der Nystagmusschlagebene; ----- Lage des vertikalen Bulbusmeridianes. Auf der Abszisse ist die Zeit in Sekunden eingetragen; die Ordinate gibt die Winkelwerte an, um welche der Bulbusmeridian von der Vertikalen, bzw. die Schlagebene von ihrer ursprünglich horizontalen Lage in der Orbita abweicht. Drehungen nach vorne unten, am linken Auge entgegen dem Uhrzeigersinne, sind dabei mit positivem Vorzeichen eingetragen. Man beachte, wie mit dem Kopfheben eine kompensatorische Bulbusraddrehung mit dem oberen Cornealpol nach vorn einsetzt. Etwas später kommt es auch zu einer kompensatorischen Drehung der Schlagebene nach vorne unten. Unmittelbar nach dem Kopfheben ist die Raddrehung maximal (Initialwert), der nach dem Abklingen des Nystagmus bestehenbleibende Dauerwert liegt um $2-4^\circ$ tiefer. Dasselbe Phänomen lässt sich in etwas schwächerem Masse auch bei der Schlagebenenendrehung beobachten.
(Aus Forster, 1949, 35.)

Winkel, den das Lot mit der Dorso-Ventralachse des Tieres einschliesst, öffnet sich dauernd nach einer andern Seite. Ebenso zeigen die Bitemporalachse und die Längsachse des Kaninchens einen dauernden Stellungswechsel im Gravitationsfeld. Die beiden letztgenannten horizontalen Kardinalachsen des Tieres schliessen mit der Horizontalebene einen veränderlichen Winkel ein, der während der Rotation grössenmässig einer Sinusfunktion folgt. In den im folgenden beschriebenen Experimenten wurde untersucht, wie weit dieser Stellungswechsel des Versuchstieres im Verlaufe einer Rotation um eine schiefe Achse eine Wirkung auf die Lage der Schlagebene des Andrehnystagmus, sowie auf den Bulbusmeridian ausübt.

Versuchsanordnung: Die Methodik war im wesentlichen die gleiche wie früher; an der Drehapparatur wurde die Rotationsachse um 15° geneigt oder — zur Kontrolle — horizontal belassen. Um im Film später Anhaltspunkte für die jeweilige Lage des Tieres im Raum zu erhalten, und damit eine Synchronisation der Filmbilder mit dem periodischen Lagewechsel des Tieres zu ermöglichen, wurde für diese Versuche neben dem Auge eine kleine rotierende Scheibe mit Winkelteilung befestigt. Diese Scheibe drehte sich während der Rotation angetrieben durch ein biegsames Kabel, dessen eines Ende an einem bezüglich des Raumes ruhig stehenden Rahmen fixiert wurde. Damit wurde erreicht, dass die Winkelscheibe die gleiche Rotationsgeschwindigkeit aufwies wie die Drehscheibe. Durch die gleichzeitige kinematographische Registrierung der Stellung dieser Winkelscheibe konnte die

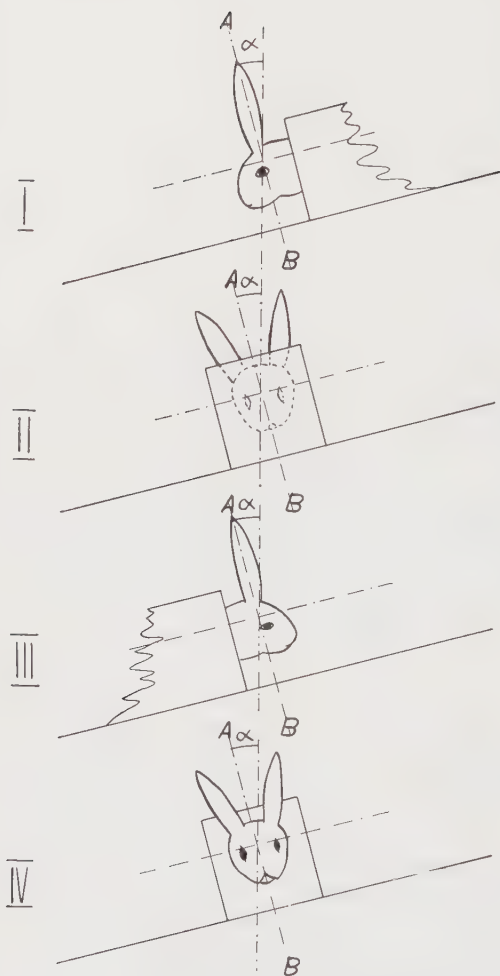


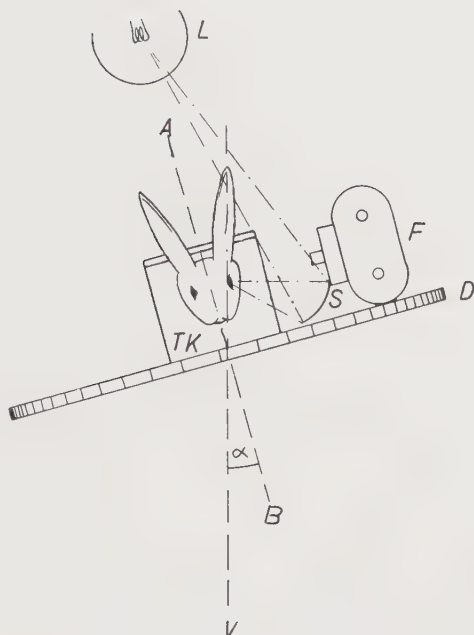
Abb. 15 Die Stellungsänderungen im Raume bei Rotation um eine um den Winkel α geneigte Drehachse (A-B). Man beachte, dass sich der Winkel zwischen der dorso-ventralen Achse und der Gravitationsrichtung im Verlaufe der Drehung ständig nach einer andern Seite in bezug auf das Tier öffnet; in Stellung I nach kaudal, in Stellung II nach rechts, in Stellung III nach rostral und in Stellung IV nach links. Durch diese Stellungsänderung der Gravitationsachse in bezug auf den Kopf des Tieres ist die dauernd wechselnde Reizung der Schwerkraftsrezeptoren zu erklären.

(Aus Koella, 1948, 65.)

oben geforderte Synchronisation erzielt werden. Die Zahlen (0—360°) dieser Scheibe ergaben die Grundlage für die Abszissenteilung in der Abbildung 17. Im übrigen sei bezüglich der Methodik auf Abbildung 16 hingewiesen.

Resultate: Es zeigte sich, wie aus Abbildung 17 b (unterste Kurve) als Beispiel hervorgeht, dass die Schlagebene einen ausgesprochenen Lagewechsel aufweist und dass des weitern dieser Lagewechsel eine deutliche Periodizität zeigt, welche synchron mit einer ebensolchen Periodik der obersten Kurve (Raddrehung der Bulbi) verläuft. Diese Schwankungen der genannten Beispielkurve, welche die Schlagebenenlagen im Verlauf der Rotation darstellt, wurden näher analysiert. Es galt zunächst, die grossen Ausschläge der Schlagebenenkurve zu beiden Seiten der Nulllinie mit den kleineren Ausschlägen einer andern Kurve bei vertikaler Rotationsachse in Abbildung 17 a zu vergleichen und die Zunahme der «Streuung»

Abb. 16 Versuchsanordnung; A—B =
Drehachse, welche um den Winkel α
(für unsere Versuche = 15 Grad) ge-
neigt ist, D = Drehscheibe, TK = Tier-
kästchen, V = Lot, F = Filmkamera,
L = Nitalampe, S = Hohlspiegel.
(Aus Koella, 1948, 65.)



als signifikant nachzuweisen. Diese letztere Kurve entstammt einem Experiment aus der gleichen Serie mit dem gleichen Tier. Zur Abklärung dieser Frage verwendeten wir das Prüfungsverfahren nach FISHER. Für dieses Verfahren, für das wir uns auf die Darstellung von LINDER (1945, 70) stützen, werden von beiden Kurven die Streuungen s^2 berechnet. Es wird hierauf ein Quotient gebildet, indem die grössere der erhaltenen Streuungen durch die kleinere dividiert wird und man erhält damit den Quotienten F . Ist dieser Quotient F grösser als ein aus Tabellen zu entnehmender Quotient $F_{0,01}$, welcher in seiner Grösse vom Freiheitsgrad abhängt, so darf der Unterschied als signifikant und stark gesichert bezeichnet werden. Es bedeutet dies, dass die Wahrscheinlichkeit für einen Unterschied rein zufälliger Natur weniger als 1 % ist. Für unseren Fall ergab sich durch diese Rechnung ein F von 4,5, welches wesentlich grösser ist als das $F_{0,01} = 2$, womit wir anzunehmen in der Lage sind, dass der neue, exogene Faktor der Achsen-schiefstellung für die Zunahme der im übrigen biologisch und methodisch bedingten Streuung verantwortlich ist.

Es fragt sich des weiteren, ob die grossen Streuungen, welche bei blosser Betrachtung von Auge in der betreffenden Kurve auffallen, und welche eine deutliche Periodik zeigen, auch wirklich Ausdruck einer sinngemässen Periodizität der Kurve sind. Um auch diesen Sachverhalt näher abzuklären, wurden die zahlenmässigen Ergebnisse der Beispielskurve (Abbildung 17b) einer weiteren statistischen Bearbeitung unterzogen, wobei folgende Überlegungen begleitend waren:

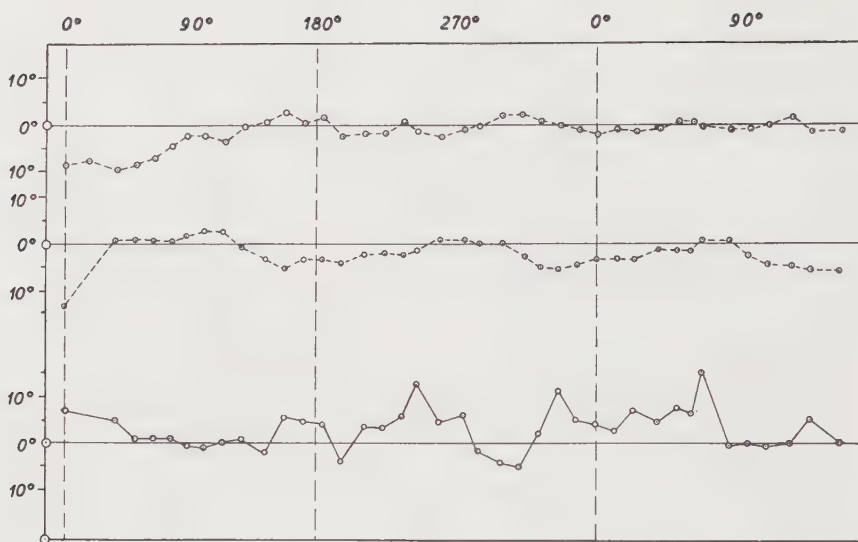


Abb. 17a Drehung um eine vertikale Achse. Die Abszisse gibt den Drehwinkel und, bei konstanter Drehgeschwindigkeit, die Zeit an. Auf der Ordinate sind die Winkelwerte aufgetragen. Die beiden oberen, gestrichelten Kurven zeigen das Verhalten für Bewegungen in der Sagittalebene (oben) und der Frontalebene (Mitte). Positive Werte bedeuten in der obersten Kurve Raddrehungen am linken Auge mit dem oberen Pol nach rostral und umgekehrt. Positive Werte in der mittleren Kurve bedeutet Heben der Cornea. Jedes Kreischen im Verlaufe der Kurve gibt somit die Stellung der Bulbi in bezug auf die Frontal- und Sagittalebene für jede langsame Phase an. Pro 360° Drehung haben wir 10–30 Nystagmusschläge. Die unterste Kurve zeigt die Winkelabweichungen der Nystagmusschlagenebene von der Horizontalen. Positiver Wert bedeutet Neigen der Schlagebene mit dem vorderen Pol nach unten, negative Werte Neigung in umgekehrter Richtung. Man beachte die relativ kleinen und unregelmässigen Schwankungen aller Kurven.

(Aus Koella, 1948, 65.)

Wir hatten auf Grund der Untersuchungen am *postrotatorischen* Nystagmus festgestellt, dass der Grad der Neigung der Nystagmusschlagenebene relativ zum Kopf mehr oder weniger dem Winkel β entspricht, welcher von der Längsachse des Versuchstieres mit der Horizontalen eingeschlossen wird. Es erschien uns daher angängig, eine solche (lineare) Abhängigkeit der Schlagebenenlage von der Stellung des Tieres im Raume auch anzunehmen, wenn das Tier in Bewegung ist: für den konkreten Fall während des *perrotatorischen* Nystagmus bei Rotation um eine um α° geneigte Achse. Für diese Rotation finden wir eine funktionelle Beziehung zwischen der Stellung der Tierlängsachse in bezug auf die Raumhorizontale einerseits und dem Drehwinkel ω inklusive Phasenwinkel δ andererseits, die sich folgendermassen ausdrücken lässt:

$$\beta_i = \alpha \cdot \sin(\omega_i + \delta).$$

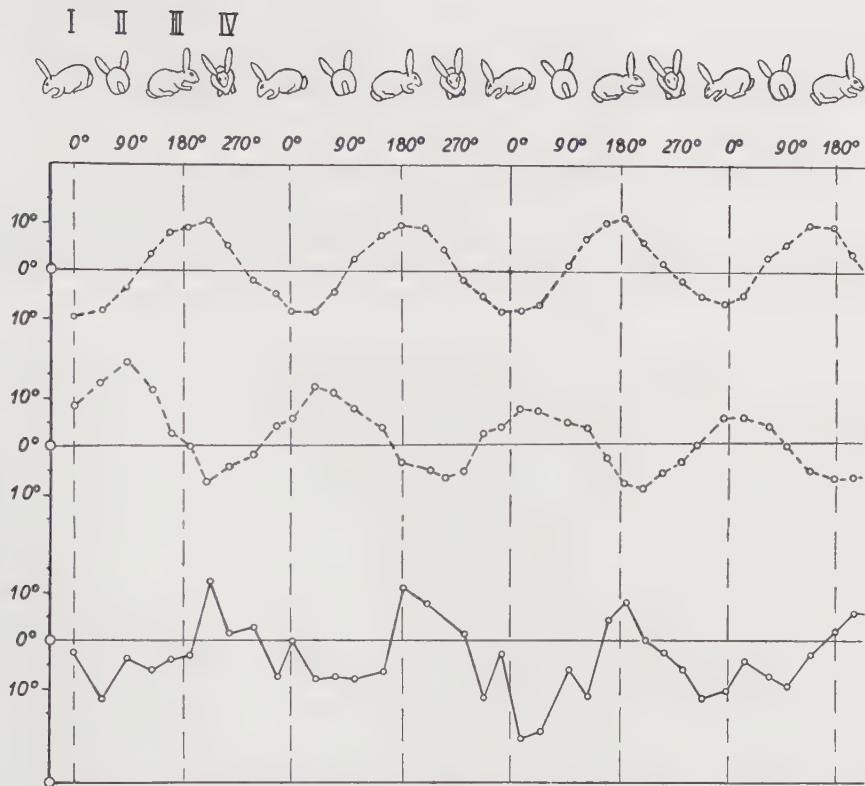


Abb. 17b Drehung um eine um 15° gegen die Vertikale gekippte Achse. Die Darstellung entspricht derjenigen in Abbildung 17a. Zuoberst schematisch die Stellung des Versuchstieres. Man beachte den ausgesprochenen sinusförmigen Verlauf der beiden oberen Kurven, welche die Bewegungen der Bulbi in der Sagittal- (oben) und in der Frontalebene (Mitte) darstellen. Man beachte die Phasenverschiebung der beiden Kurven. Die unterste Kurve zeigt die periodischen und zur obersten Kurve synchronen Schwankungen der Schlagenebene. (Aus Koella, 1948, 65.)

Der Phasenwinkel δ hängt hinsichtlich seiner Grösse von der Stellung des Tieres zu Beginn der Rotation ab. Da für kleinere Winkel zwischen Horizontaler und Tierlängsachse die Neigung der Schlagenebene in bezug auf den Kopf dem Kippwinkel oder für den konkreten Fall dem Winkel zwischen Tierlängsachse und der Horizontalebene, wie gesagt, gleichzusetzen ist, können wir statt β_i den Ausdruck A_i einsetzen, welcher die winkelmässige Ablenkung der Schlagenebene von der (horizontalen) Ausgangsstellung in bezug auf den Tierkopf kennzeichnet. Damit wird

$$A_i = \alpha \cdot \sin(\omega_i + \delta).$$

Die einzelnen Lagen der Nystagmusschlagenebene relativ zum Kopfe im Verlauf einer Rotation um eine schiefstehende Achse stellen also im I d e a l f a l l

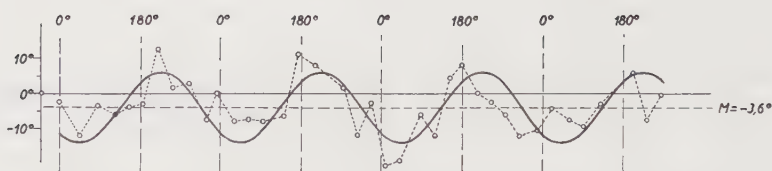


Abb. 18 Ersetzen der in Abbildung 17b dargestellten Kurve der Schlagebene (unterste Kurve) durch eine Sinuskurve von gleicher Wellenlänge, der Phase -135° und der Amplitude von 10° . Man erkennt, dass die experimentell erhaltene Kurve durch die mathematisch definierte Funktion befriedigend ersetzt werden kann.

Punkte einer Sinuslinie dar, wenn der Neigungswinkel A als Funktion des Drehwinkels ω betrachtet wird. Inspektorisch kann unsere experimentell erhaltene Kurve zwanglos als Sinus-Schwingung interpretiert werden, wenn die Unregelmässigkeiten als Ausdruck einer Superposition von zufälligen, biologisch und methodisch bedingten Streuungen auf die «ideale» Schwingung ausgelegt werden. Um dieser Interpretation die exakte Grundlage zu geben, gingen wir wie folgt vor: Wir hatten, wenn wir die einzelnen experimentell gefundenen Werte auf die Abszisse des Mittelwertes ($= -3,6^\circ$) bezogen, eine Streuung s^2 von 52,9 erhalten. Es gilt nun eine Regressionskurve zu finden, bei welcher — sofern die Abweichung der experimentell gefundenen Werte auf sie statt auf die Mittelwertsabszisse bezogen werden — die Streuung s^2 einen kleineren Wert als 52,9 annimmt. Da nach dem oben Gesagten eine Sinuskurve zu erwarten ist, suchten wir durch Ausprobieren eine solche von der Periode 360° mit dem geeigneten Phasenwinkel δ und geeigneter Amplitude a' , bei welcher die genannte Bedingung erfüllt ist. Theoretischerweise sollte $a' = a$, d. h. die Amplitude gleich dem Neigungswinkel der Rotationsachse sein, da an den Stellen der Maxima und Minima der Winkel β zwischen Tierlängsachse und Horizontaler gleich a wird. Es zeigt sich aber, dass dieser Wert $a' = 15^\circ$ zu gross ist. Wir nehmen versuchsweise $a' = 10^\circ$ und erhalten für die angenäherte, in Abbildung 18 dargestellte Kurve die Funktion

$$y = 10^\circ \cdot \sin(\omega - 135^\circ)$$

wobei $\delta = -135^\circ$, der schätzungsweise günstigste Phasenwinkel, durch die Ausgangsstellung der Rotation gegeben ist. Da aber zu vermuten ist, dass diese Kurve noch nicht die endgültige Regressionskurve darstellt und somit die obgenannte Funktion noch nicht die funktionelle Abhängigkeit zwischen der Lage der Nystagmusschlagebene und dem Drehwinkel versinnbildlicht, muss diese gesuchte Kurve auf rechnerischem Wege durch Verändern des Phasenwinkels und der Amplitude noch genauer festgelegt werden. Wir stützen uns bei diesem Vorgehen wiederum auf die Ausführungen von LINDER (1945, 70).

Den Ausgangspunkt bildet die obgenannte Formel, welche eine Kurve darstellt, die das periodische Verhalten der experimentell gefundenen Punkte (bei Aufzeichnung im Koordinatensystem) besser ausdrückt als die Hori-

zontale mit der Ordinate des Mittelwertes. Unsere Aufgabe besteht darin, durch Veränderung der beiden Parameter α' und δ (vorläufig $\alpha' = 10^\circ$ und $\delta = -135^\circ$) eine Kurve zu finden, bei welcher die Streuung gegenüber den experimentell gefundenen Punkten ein Minimum wird. Das rechnerische Vorgehen ist im Anhang S. 70 näher beschrieben. An dieser Stelle sei nur auf das Resultat der Berechnung verwiesen, aus welchem folgt, dass der Phasenwinkel gut gewählt wurde, dass aber der eingesetzte, auf graphischem Wege gefundene Amplitudenwinkel immer noch zu gross ist. Die endgültige Formel heisst:

$$y = 7^\circ \cdot \sin (\omega - 135^\circ).$$

Um Anhaltspunkte für das Streuungsmass zu erhalten, errechneten wir noch alle $[A_i - 7^\circ \cdot \sin (\omega_i - 135^\circ)]^2$ und erhielten eine Streuung s^2 von 29,6, welche nun erheblich geringer ist als die oben errechnete Streuung von 52,9.

Die errechnete Amplitude von 7° weicht erheblich vom theoretisch zu erwartenden Wert von 15° ab, indem — wie schon erörtert — anzunehmen wäre, dass die Schlagebene gegenüber dem Kopf sich um ungefähr den gleichen Betrag bewegt, wie die Längsachse des Tieres in den Extremlagen gegenüber der Horizontalen. Es fragt sich, wie diese Einengung der Amplitude auf die Hälfte zu erklären ist.

Eine Erklärungsmöglichkeit sehen wir darin, dass, wie LORENTE DE NÒ (1931, 72) gezeigt hat, die Reaktionen von seiten der Schwerkraftsrezeptoren — als was die Lageveränderungen der Schlagebene ausgelegt werden — eine gewisse Trägheit besitzen, so dass vor Einnahme der endgültigen neuen Lage der Nystagmusschlagebene schon wieder Gegenkräfte wirksam werden, welche eine «redressierende» Wirkung auf die Schlagebene in Richtung auf die Horizontale ausüben. Es ist — um einen in der Technik üblichen Ausdruck anzuwenden — offenbar die Eigenfrequenz der betreffenden Apparatur kleiner als eine ihr von aussen aufgezwungene Schwingungsfrequenz. Ein weiterer Grund mag folgender sein: Wir haben uns für die Berechnung nur auf die Ergebnisse eines Versuches bei einem einzigen Tier gestützt. Wir haben aber schon für die Fälle mit postrotatorischer Kippung gesehen, dass starke Unterschiede individueller Natur bestehen, indem bei den einen die Kippung eine erhebliche Lageänderung der Schlagebene bewirken kann, während bei andern die Stellungsänderung im Raume durch die Neigung der Schlagebene bei weitem nicht kompensiert wird. Möglicherweise handelt es sich beim untersuchten Tier um ein Kaninchen mit relativ schwachen diesbezüglichen vestibulären Reaktionen. Diese Annahme erhält eine Stütze durch die Beobachtung, dass bei andern Tieren die Nystagmusschlagebene eine schwingende Bewegung von offensichtlich wesentlich grösserer Amplitude ausführt.

Bis anhin hatten wir die Bewegungen der Augen relativ zum Kopfe berücksichtigt, was — wie wir weiter unten sehen werden — seine Berechtigung bei einer Betrachtung der motorischen Mechanismen hat, welche diese Funktionen auslösen. Um die funktionelle

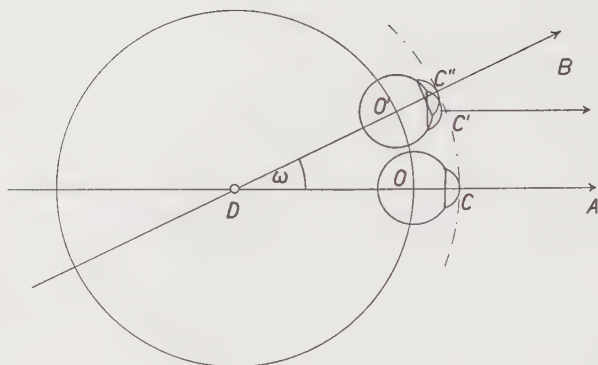


Abb. 19 Schematisierte Darstellung der Verhältnisse vor (Stellung «A») und nach (Stellung «B») einer Deviation des Bulbus im Sinne einer langsamen Nystagmusphase bei Rotation um eine vertikale Achse. Die Blickrichtung bleibt parallel derjenigen bei Ausgangslage. Der zurückgelegte Weg des Corneascheitels CC' entspricht dem Weg während der langsamen Phase. Er ist kleiner als der Weg, der bei fest im Kopfe liegenden Bulbi vom Corneascheitel zurückgelegt wird. Die Strecke $C'C''$ entspricht der langsamen Phase, wie sie sich im Filmbilde darstellt.

Bedeutung all dieser Phänomene verstehen zu können, hat man die jeweilige momentane Augenstellung auf den umgebenden Raum zu beziehen, wie es im folgenden für die beschriebenen Versuche geschehen soll. Es sei vorerst nochmals festgestellt, dass es während einer Rotation des Kaninchens um eine schiefe Achse zu einem systematischen Lagewechsel der Nystagmusschlagebene in bezug auf den Kopf kommt. Der Winkel, den die Schlagebene mit der Tierlängsachse einschliesst, folgt bezüglich seiner Grösse einer Sinuskurve. Um die Verhältnisse zu vereinfachen, wollen wir für die weitere Betrachtung annehmen, dass die Kurve des Winkels zwischen Schlagebene und Kopf für jeden Fall bei um 15° geneigter Rotationsachse eine Sinuskurve von der Amplitude 15° darstellt.

Wenn wir nun den Corneascheitel als punktförmigen Repräsentanten der Bezugsmarke ins Auge fassen und vorerst seine Bahn im Verlaufe einer Rotation um eine Vertikalachse verfolgen, so zeigt sich, dass es durch die Deviation ($\equiv$ langsame Phase) des Bulbus in der der Rotation entgegengesetzten Richtung zu einem Zurückbleiben des Hornhautscheitels gegenüber der Verschiebung der Orbita kommt. Eine erste Frage ist die, welches Ausmass dieses «Zurückbleiben» des Corneascheitels annimmt. Wie wir weiter oben schon erörtert haben, dient offenbar die langsame Nystagmusphase dazu, die Beziehung des Sehorganes mit der Umwelt im Verlaufe von rotatorischen Bewegungen aufrecht zu erhalten. Zur Abklärung der genannten Frage wollen wir annehmen, dass das Auge dabei einen sehr weit entfernten, d. h. praktisch im Unendlichen liegenden Punkt fixiere und bei einer Rotation die Beziehung zu diesem Punkte beibehalte. Wie aus der schematischen Darstellung in Abbildung 19

hervorgeht, müssen somit sowohl in Stellung «A», wie in der nach einer Drehung um ω erreichten Stellung «B» die Augenachsen die gleiche Richtung aufweisen. Das bedeutet, dass sich der Hornhautscheitel im Raume wohl verschoben hat, dass aber der zurückgelegte Weg $C' C''$ grössenmässig nicht dem Kreisbogen über dem Winkel ω entspricht. Die Strecke $C' C''$ stellt die (der Drehrichtung entgegengesetzte) Deviation dar, welche im Bilde der mitrotierenden Filmkamera als rückläufige Bewegung erscheint. Wenn dieser Deviation eben eine rasche Phase umgekehrter Richtung vorangegangen ist und gleich wieder eine ebensolche nachfolgt, dann entspricht $C' C''$ einer langsamen Nystagmusphase; die Länge von $C' C''$ kennzeichnet (von räumlichen Verkürzungen abgesehen) die Amplitude des Nystagmus. $C' C'$ ist der Weg des Corneascheitels während der langsamen Phase, wenn die Augenbewegung auf den Raum bezogen wird. Wenn b der Bulbusradius ist, wird $C' C'' = b \cdot \sin \omega$.

Welches ist nun die Bahn des Corneascheitels bei Drehungen um eine schiefe Achse? Wie wir gesehen haben, werden hier die Verhältnisse insofern komplizierter, als sich diese Bahn nicht wie bei Vertikalrotation mehr oder weniger an die Drehebene hält, sondern ein schematisiertes Abweichen von ihr aufweist. Wir können diesen Weg zeichnerisch bestimmen, wenn wir die Zeit, während welcher die langsame Phase durch-eilt wird, unterteilen, wie es analog bei der kinematographischen Registrierung geschieht. Dann können wir für jeden dieser Zeitpunkte die momentane Lage des Corneascheitels in bezug auf die in der Drehebene weiterwandernde Lidspalte bestimmen und in ein Schema eintragen. Verbinden wir diese einzelnen Punkte mit einer Linie, so erhalten wir die Bahn des Corneascheitels im Verlaufe der langsamen Phase (Abbildung 20). Es ist dabei darauf zu achten, dass bei dieser Darstellungsart die Verschiebung des Corneascheitels im Raume aufgezeichnet ist, während in den vorherigen, kurvenmässigen Darstellungen die Bewegung eines Corneapunktes relativ zur (mitrotierenden!) Kamera betrachtet wurde. Es ergibt sich eine Gerade $C' C'$, welche, sofern das untersuchte Auge sich im aufsteigenden Schenkel befindet (entsprechend Stellung III in Abbildung 15) eine Abweichung gegenüber der Drehebene nach oben aufweist. Wenn in dieser Betrachtung die Zeit, in welcher die rasche Phase zurückgelegt wird, als unendlich kurz angenommen wird, rotieren der Kopf und die Orbita während dieser nicht weiter. Der Corneascheitel wird somit durch diese rasche Bewegung aus der Position C' in die Stellung C'' wandern und dabei eine horizontale Bahn aufweisen. In C'' beginnt hierauf das Spiel von neuem. Betrachten wir das Auge im Verlaufe des absteigenden Schenkels, so ergeben sich umgekehrte Verhältnisse. Die «Abtrift» gegenüber der Rotationsebene richtet sich in diesem Falle nach unten. In den Stellungen II und IV liegt die Bahn des Corneascheitels parallel zur Rotationsebene, sie wird lediglich eine Parallelverschiebung nach oben, respektive nach unten aufweisen. Stellen wir die Bahnen der einzelnen Nystagmuszyklen im Verlaufe einer Rotation um 360° zusammen, so ergibt sich ein Bild, wie wir es in Abbildung 21 vor uns haben: eine Zickzacklinie mit

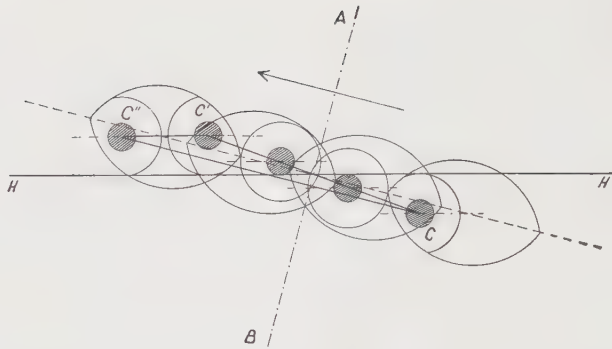


Abb. 20 Bahn des Corneascheitels im Verlaufe einer langsamen und raschen Nystagmusphase bei Rotation um eine schiefstehende Achse. Situation bei aufsteigender Bewegung der linken Orbita (Stellung Kopf hoch). Man beachte wie die Bahn während der langsamen Phase auf Grund des «Zurückbleibens» des Corneascheitels steiler wird, als der Rotationsebene entspricht. Die Bahn während der raschen Phase ist — unter der vereinfachenden Annahme einer unendlich grossen Geschwindigkeit — horizontal gestellt.

Für die Verhältnisse auf dem absteigenden Schenkel gilt das Umgekehrte.

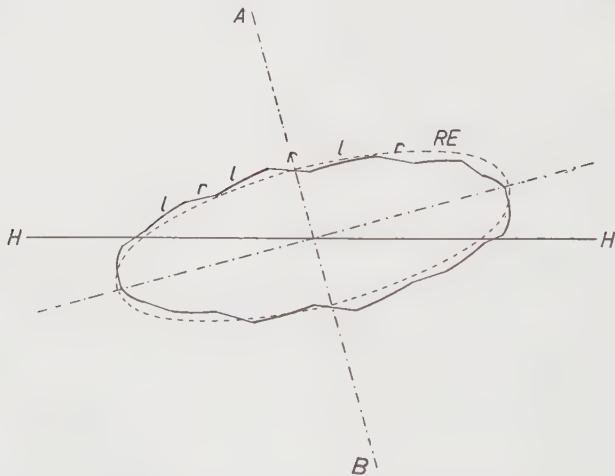


Abb. 21 Bahn des Corneascheitels beim Andrehnystagmus im Verlaufe einer vollen Drehung um eine schiefstehende Achse. Man beachte, dass auf den auf- und absteigenden Schenkeln die langsamen Phasen steiler als die Rotationsebene, die raschen Phasen horizontal sind. Bei Seitenlage des Tieres, wenn das linke Auge den Höchst- resp. Tiefststand erreicht hat, ist die langsame Phase ebenfalls horizontal. Die mittlere Rotationsebene des Corneascheitels ist gegenüber der Rotationsebene (RE) (gestrichelter Kreis) etwas mehr gegen die Horizontale verschoben, was von der (tonischen) Senkung, resp. Hebung der Cornea in der oberen und unteren Extremstellung herrührt.

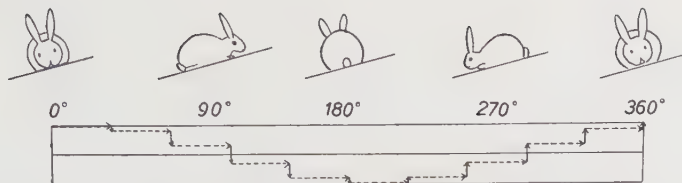


Abb. 22 Projektion der Bewegung der Blickachse auf einen vertikal stehenden Hohlzylinder von unendlich grossem Durchmesser, der hier abgerollt dargestellt ist. Das Versuchstier befindet sich im Zentrum. Man erkennt, wie -- unter Berücksichtigung von schematisierenden Vereinfachungen -- im Verlaufe einer langsamen Phase, die Blickachse eine Wanderung in vertikaler Richtung ausführt; der horizontale «Vorschub» erfolgt im Verlaufe der raschen Phase.

längeren (dick ausgezogenen) und kürzeren (dünn gezeichneten) Strecken, wobei erstere den langsamen und letztere den raschen Nystagmusphasen entsprechen.

Der Sinn dieses eigenartigen Verhaltens kann — solange nur ein Hornhautpunkt betrachtet wird — verständlicherweise nicht erraten werden. Da aber für die Raumorientierung nicht die Bahn eines Corneapunktes, sondern — neben der momentanen Bulbusstellung und der Körperlage — die Projektion der Aussendinge auf die Retina des Auges massgebend ist, haben wir, um zu einem Verständnis zu kommen, vorerst den Weg, den die optische Achse auf einem senkrecht um das Versuchstier gelegten Zylinder mit praktisch «unendlich» grossem Radius beschreibt, näher zu kennzeichnen; oder wir untersuchen — was prinzipiell dasselbe ist — das Verhalten der während der langsamen Phasen auf die Retina projizierten Bilder der Aussenweltobjekte. — Wir haben schon festgestellt, dass der Bulbus im Verlaufe der langsamen Phase bei Rotation um vertikale Achsen soweit hintennachhinkt, dass das Bild der Aussenwelt sich auf der Retina nicht bewegt; die Aussenobjekte — als einzelne Punkte gesehen — werden während der ganzen langsamen Phase als auf der Netzhaut stillstehende Punkte abgebildet. Wird aber um eine schiefe Achse rotiert, so erfolgt — nach oben Gesagtem — im Verlaufe der langsamen Phase nicht eine absolute Fixation der Aussendinge; während dieser Phase zeigt der Bulbus neben der relativen Rückwärtsbewegung auch eine Aufwärts-, respektive Abwärtskomponente. Die Fixation kann sich somit lediglich auf die horizontale Komponente beziehen, also auf Sehdinge mit vertikaler Gliederung, während Aussendinge mit horizontaler Struktur, z. B. waagrecht liegende Stäbe, sich als vertikal auf der Netzhaut verschiebend projizieren. Treten z. B. im Verlaufe einer Rotation um 360° zehn langsame Phasen auf, so haben wir prinzipiell zehn Stellen auf einem um das Individuum herum liegenden Zylinder mit lotrechter Achse anzunehmen, welche im Verlaufe dieser Rotation fixiert werden. Nach oben Gesagtem werden diese Punkte nicht als auf der Netzhaut stillstehende Punkte abgebildet; ihr Bild wird sich im Verlaufe der langsamen Nystagmusphase senkrecht verschieben und ist somit als senkrechte

Linie darzustellen. In der Abbildung 22 haben wir diese Verhältnisse schematisch aufgezeichnet.

Wie haben wir uns diese Zweiteilung zu erklären? Ist es möglich, dieses motorische Geschehen im Rahmen der der Raumorientierung dienenden Funktionen so auszulegen, dass es als zweckmässig (im Sinne einer leistungsbezogenen Betrachtungsweise) zu verstehen ist? Für einen solchen Erklärungsversuch sind wir gezwungen, den Boden der am Versuchstier festgestellten objektiven Symptomatik zu verlassen und unsere Betrachtung im Rahmen der *Raumorientierung des Menschen* weiterzuführen. Es ist ein solcher Schritt insofern gewagt, als sich die Resultate vom Kaninchen nicht notwendigerweise auf den Menschen übertragen lassen müssen. Wir sehen aber in einer solchen Transposition die einzige Möglichkeit, das, was wir durch die bisher verwendeten experimentellen Methoden festgestellt haben, in seiner Bedeutung zu interpretieren und somit — wenigstens versuchsweise — die begonnene Arbeit durch eine eventuell mögliche Antwort auf die Frage der funktionellen Bedeutung zu Ende zu führen.

Zum Zwecke einer solchen Interpretation müssen wir uns zuerst vor Augen halten, dass bei der Raumorientierung nicht nur die afferenten Impulse der Tiefensensibilität, direkte «Mitteilungen» des Vestibularapparates im Sinne der Bewegungs-, Dreh- und Lageempfindung, sondern auch — sogar vielleicht hauptsächlich — die optische Kontrolle der Umwelt eine erhebliche Rolle spielt. Nach den Untersuchungen von KÖLLNER (1923, 68) u. a. beruht die optische Raumempfindung, der «Raumwert» eines Aussendinges, nicht nur auf einer spezifischen Lage dieser Objektabbildung auf der Retina, sondern auch — bei Fixierung dieses Objektes — auf einer für jede Bulbusstellung spezifischen Innervationskonstellation der äusseren Augenmuskeln und dazu — als Basis — auf der momentanen Kopf- und Körperstellung im Raume. Das gleiche lässt sich sagen über Bewegungen, die schliesslich auch als Summe einer stetig sich folgenden Reihe von Raumlagen zu betrachten sind; Bewegungen der Aussendinge können somit auf Grund einer Wanderung ihrer Abbildung auf der Netzhaut oder — sofern wir dieser Bewegung mit dem Blicke folgen — auf Grund der Bewegung der an dieser Verfolgung beteiligten Körperteile oder durch eine Kombination beider wahrgenommen werden. Umgekehrt kann auch eine Bewegung unseres Ichs gegenüber der ruhigstehenden Umwelt auf diese verschiedenen Arten perzipiert werden.

Betrachten wir die langsame Phase eines Nystagmus bei Drehung um die *Vertikalachse*, so sehen wir nur das eine Prinzip verwirklicht. Durch das Hängenbleiben des Auges an den Objekten der Aussenwelt bleibt wohl das entsprechende Bild auf der Retina stehen; die Seitwärtsbewegung des Auges gibt uns aber Auskunft über die gegenseitige Raumverschiebung. Nach FISCHER (1928, 29) ist die langsame Phase für diese «sensorische raumstimmende Valenz» wirksam. Bei der raschen Bewegung der schnellen Phase ist die Wanderung der Sehdinge über die Retina eben wegen dieser grossen Geschwindigkeit nicht raumbestimmend, so dass trotz der pendelnden Bewegung der Eindruck einer stetigen, fliessenden Raumverschiebung vermit-

telt wird. Bei der Rotation um die schiefe Achse haben wir offenbar beide Mechanismen realisiert. Neben der direkt vestibulär vermittelten Drehempfindung ist für die Bewegungen mit horizontaler Komponente — also für vertikale Strukturen — das Prinzip der Fixierung mit dem Auge verwirklicht; die Horizontalverschiebung kommt uns auf dem «Umwege» über eine entsprechende Augenverschiebung zum Bewusstsein; die Höhenverschiebung einer horizontal gegliederten Aussenwelt gibt sich durch eine Wanderung des Bildes auf der Netzhaut kund. Wir vermuten, dass dieser Aufteilung der Resultierenden der Bewegungsempfindung in zwei Komponenten mit verschiedenem Rezeptionsmechanismus im Rahmen der Raumorientierung insofern eine Bedeutung zukommt, als erst dadurch die richtige Beziehung der Ich-Bewegung zum Raume möglich ist, denn es käme bei einem (auf den Kopf bezogenen) ständig horizontal schlagenden Nystagmus wohl eine Drehempfindung zustande; es würde aber offenbar die Drehebene trotz Rotation um eine schiefstehende Achse als horizontal im Raume und damit der Raum als schiefstehend empfunden, was einer Fehlleistung hinsichtlich der Raumorientierung gleichkäme. —

Soweit die Besprechung der Verhältnisse bei Rotationen um schiefstehende Achsen. Wir haben diesem Phänomen einen ausgedehnteren Abschnitt eingeräumt, weil hier die Versuchsanordnung Bedingungen widerspiegelt, die unter natürlichen Verhältnissen — wir denken an den Fisch im Flusswirbel oder an den Vogel in der bewegten Luft — durchaus möglich sind. An diesem Beispiel konnten wir einige neue Feststellungen machen, und es konnte gezeigt werden, wie die raumorientierenden Mechanismen sich offenbar nicht so einfach darstellen lassen, wie das vielfach angenommen wird. — Die Bedeutung der Versuchsergebnisse der übrigen beschriebenen Experimente hier auch im weiteren Rahmen darzustellen erübrigt sich; es handelt sich um Versuche, die — am Nachnystagmus — lediglich als Modell und als Grundlage für die letztbeschriebenen Untersuchungen dienten. Vergleiche mit den z. T. übereinstimmenden, z. T. gegensätzlichen Resultaten anderer Autoren sind in den betreffenden separaten Publikationen ange stellt worden, worauf wir hier zu verweisen uns gestatten.

Die Lage der Schlagebene als Funktionserfolg eines gelenkten Reflexes

Aus den im letzten Kapitel beschriebenen Experimenten haben wir den Schluss ziehen können, dass die Lage der Schlagebene des Augennystagmus nicht nur eine Funktion der räumlichen Beziehung zwischen Drehebene und Kopf ist. Sowohl am Nachnystagmus als auch am Andrehnystagmus ergaben die Versuche eine eindeutige Beeinflussbarkeit der Bewegungsrichtung durch Stellungsänderungen des Kopfes im Schwerfeld und durch Stellungsänderungen des Rumpfes hinsichtlich des (im Raume fixierten) Kopfes. Im vorliegenden Kapitel soll auf die Mechanismen, die der besagten Beeinflussbarkeit zugrunde liegen, noch näher eingegangen werden; wir wollen — mit

andern Worten— abzuklären versuchen, wie es dazu kommt, dass auf einen schon in Gang befindlichen (perrotatorischen oder postrotatorischen) Nystagmus noch durch zusätzliche Reize eingewirkt werden kann und dass erst damit die Schlagebene endgültig festgelegt wird. Um sich mit den in Aktion tretenden Mechanismen bekannt zu machen, geht man vorteilhafterweise von einem einfachen Falle aus. Die als erste dargestellten Versuche mit Stellungsänderungen der Tiere während des postrotatorischen Nystagmus scheinen uns in dieser Hinsicht als am besten geeignet. Wir konnten in dieser Versuchsserie beobachten, dass infolge einer Kippung des Versuchstieres in der Sagittalebene mit dem Kopf in Richtung nach oben die Schlagebene des postrotatorischen Augennystagmus eine der Kipprichtung entgegengesetzte Drehung mitmacht. Für die Auslösung dieser Lageänderung der Schlagebene stehen dem Organismus drei Möglichkeiten zur Verfügung:

Fürs erste kann das Phänomen nur auf Vorgängen innerhalb der Bogengänge beruhen; die Schwererezeptoren wären damit für das ganze Geschehen irrelevant. Wie man sich einen solchen Mechanismus vorzustellen hätte, sei an einem einfachen Beispiel erläutert. Man denke sich ein halbkugeliges Gefäß, z. B. eine einfache Kaffeetasse, welche etwa zu Dreiviertel mit einer Flüssigkeit gefüllt sei. Bringt man diese mit einem Stab in (horizontale) Rotation, so kann man die bekannte Beobachtung machen, dass bei der Kippung des Gefäßes der Rand des Flüssigkeitsspiegels ständig horizontal bleibt. Es steht die Achse, welche durch die Mitte des (flüssigen) Kugelsegmentes führt, und welche als Drehachse dieser Masse zu betrachten ist, ständig vertikal, unabhängig von der Lage, welche das Gefäß im Schwerfeld einnimmt. Ein anderes Bild, das zum Verständnis des nachstehend Gesagten beitragen kann, ist uns im Kreiselkompass gegeben. Dieses Instrument behält trotz Lageänderungen des Gehäuses seine primäre Rotationsachse bei.

Untersuchen wir das System der Bogengänge, so erkennen wir gewisse Analogien zu dem beschriebenen Modell. Wir haben ebenfalls eine Flüssigkeit, welche — durch Trägheitskräfte in Bewegung versetzt — in den Bogengängen eine rotierende Bewegung ausführt. Wir nehmen den einfachen Fall an, dass nur in einem einzigen Bogengange «A» eine Strömung auftritt, während in den Kanälen «B» und «C» (je senkrecht zueinander und zu «A» stehend) Ruhe herrscht. Die Strömung in «A» sei durch bruskes Abbremsen nach einer länger dauernden Rotation des Bogengangsystems in der Ebene von «A» ausgelöst worden. Kippen wir nun das System der Bogengänge um 90° , so dass z. B. «B» in die ehemalige Drehebene zu liegen kommt und «A» nun senkrecht zu dieser steht, so könnte man sich vorstellen, dass — wie im beschriebenen Modellversuch mit der Tasse — die Strömung ihre Stellung im Raume beibehält und damit die Flüssigkeitsbewegung vom Bogengang «A» in den Bogengang «B» umgeleitet wird. Erfolgt die Kippung des Bogengangsystems nicht um 90° , sondern vielleicht um 45° , so wäre offenbar die Konsequenz die, dass sich der Strom auf beide Bogengänge verteilen würde. Im ersten Falle wäre dann ausschliesslich Bogengang «B» der erregte, wäh-

rend im zweiten Falle sich die Erregung auf «A» und «B» verteilen würde. Jedenfalls bestünde somit die Möglichkeit, durch eine Kippung das Erregungsbild der Bogengänge zu verändern und dadurch eventuell die Lage der Schlagebene des Nystagmus zu beeinflussen.

Betrachten wir nun aber die Verhältnisse etwas eingehender, so erkennen wir, dass diese Möglichkeit einer Umlenkung des Endolymphstromes doch zu Unrecht angenommen wurde, dass der Vergleich mit den beschriebenen Modellen nicht aufrecht zu halten ist. Wenn wir das Wassergefäß oder die Tasse kippen, so steht der darin sich befindenden Flüssigkeit jegliche Ausweichungsmöglichkeit zur Verfügung; die Flüssigkeitsmasse kann als Ganzes ihre Lage im Behälter ändern. Bei einer passiven Bewegung der Bogengänge haben jedoch nur diejenigen Masseteilchen, welche sich im gemeinsamen Anteil der drei Bogengänge (also im wesentlichen im Utriculus) befinden, eine solche Ausweichmöglichkeit. Nur an dieser Stelle könnten sie von einem Bogengange in einen andern gelangen, vorausgesetzt, dass andere, sich schon hier befindliche Masseteilchen ausweichen und Platz machen. Alle andern Endolymphteilchen aber, welche in den geschlossenen Anteilen der Bogengänge strömen, werden durch die Bewegung der letzteren von ihrer ursprünglichen Bahn abgelenkt und in eine neue Strömungsrichtung gezwungen. Eine solche Umlenkung der Endolymphströmung als Ursache der Schlagebenenenneigung bei Kippung muss man ferner ablehnen, weil — wie wir schon Seite 15 dargestellt haben — entsprechend Versuchen von MACH (1875, 74), MAIER und LION (1921, 78) und STEINHAUSEN (1931, 95) und auf Grund von Berechnungen von SCHILLING und GAEDE (1922, 88) und ROHRER (1922, 83) anzunehmen ist, dass die nystagmusauslösende Endolymphströmung nur sehr kurze Zeit dauert. Es ist diese Flüssigkeitsverschiebung im Bogengange somit längstens abgeschlossen, wenn die Kippung, welche die Verlagerung der Schlagebene zur Folge hat, einsetzt. Eine Tatsache, welche ebenfalls gegen einen solchen Auslösungsmechanismus der Schlagebenenverlagerung spricht, lässt sich bei den Versuchen mit Drehungen um eine nicht lotrechte Achse konstatieren. Dort beobachtet man eine vom Drehwinkel abhängige Lageveränderung der Schlagebene, obschon während der Rotation die Stellung der Bogengänge zur Drehachse konstant bleibt. Ein Anlass für eine Strömungsumleitung besteht nicht und die eben diskutierte Entstehungsweise des Phänomens kommt somit hier nicht in Betracht. Das gleiche ist von jenen Versuchen zu sagen, wo propriozeptive Afferenzen die Schlagebene beeinflussen.

Der zweiten und dritten der möglichen Ursachen liegt der Gedanke zugrunde, dass sich zum primär ausgelösten Bogengangserregungsbild, noch als superponierte Faktoren Einflüsse von seiten der Schwerkräftenrezeptoren einerseits, propriozeptiver Endorgane andererseits gesellen. Es wären für die definitive Festlegung der Schlagebene bezüglich ihrer Lage relativ zum Kopfe nicht nur die Bogengänge, sondern auch die Schwerkräftenrezeptoren und die Halspropriozeptivität mass-

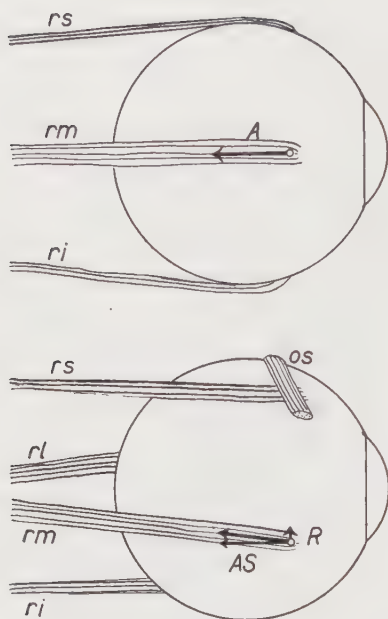


Abb. 23 Zugwirkung der geraden Augenmuskeln bei Primärlage (oben) und nach einer Raddrehung (unten). Man beachte, dass im ersten Falle die Wirkung des *M. rectus medialis* vereinfacht als reine Adduktion zu betrachten ist. Nach der Raddrehung tritt zu dieser Adduktionswirkung noch eine Senk- und eine (der Raddrehung entgegengesetzte) rotatorische Komponente. rs = rectus sup.; rm = rectus med.; rl = rectus lat.; ri = rectus inf.; os = obliquus sup.; A = Adduktion; AS = Adduktion plus Senken; R = Raddrehkomponente.

gebend. Diese Auffassung stellt eine Erweiterung einer primären Konzeption dar, welche dem einzelnen Bogengange eine definierte Richtung des durch ihn bewirkten Nystagmus zuweist [z. B. EWALD (1892, 26), QUIX (1925, 82), STEINHAUSEN (1939, 99)]. Damit erhebt sich die Frage, wo und auf welche Weise es zur Verknüpfung der Bogengangseinflüsse mit den genannten zusätzlichen Faktoren kommt. Wir haben das Problem schon früher diskutiert [KOELLA (1947, 62)], möchten es aber hier — etwas weiter ausholend — noch einmal aufrollen und bei der Erwägung der einen oder andern Möglichkeit noch die Ergebnisse einer neuen Versuchsserie einbauen.

Für eine Zusammenkopplung der Einflüsse aus den Bogengängen mit denjenigen von seiten der Schwerkräftenrezeptoren (wir wollen vorerst nur diesen einen zusätzlichen Faktor berücksichtigen) stehen prinzipiell zwei Wege zur Verfügung, welche wir als Möglichkeit zwei, oder «periphere», und drei, oder «zentrale», bezeichnen wollen. Da die «periphere Kopplung» sich organisatorisch wesentlich einfacher gestaltet, wollen wir ihre Darstellung hier an den Anfang stellen.

Wenn ein Kaninchen ausgehend von der Normallage um einen definierten Winkel in der Sagittalebene gekippt wird, so beobachtet man die bekannte Raddrehung der Augen. Wir konnten in unseren Versuchen feststellen, dass eine solche Raddrehung auch auftritt, wenn ein Nach- oder Andrehnystagmus im Gange ist. Diese Raddrehung, welche im wesentlichen durch die schrägen Augenmuskeln, d. h. die *Mm. obliqui sup. und inf.* bewirkt wird, hat ihrerseits einen erheblichen Einfluss auf die Wirkung der übrigen (geraden) Augenmuskeln. Die konkreten Verhältnisse sind in Abbildung 23 ver-

einfacht und schematisch dargestellt. Man sieht hier das linke Auge eines Kaninchens vorerst in Primärlage von rostral her und erkennt dabei den *M. rectus medialis*, den *rectus superior* und *inferior*. Die *Mm. obliqui* sind zwecks besserer Übersicht im oberen Schema nicht eingetragen worden. Im unteren Teil der Abbildung 23 sind die Verhältnisse — wiederum schematisch — dargestellt, nachdem eine Raddrehung im Gegensinne des Uhrzeigers, d. h. mit dem oberen Pol nach rostral stattgefunden hat. Man erkennt die nun veränderte Lage der geraden Augenmuskeln. Am Beispiel des *M. rectus medialis* sei erläutert, wie sich die Zugwirkung der *Mm. recti* infolge dieses Lagewechsels verändert hat. Zur Vereinfachung nehmen wir an, dass bei Primärstellung des Auges (Blick geradeaus, d. h. beim Kaninchen Blickachse in der Frontalebene und horizontal) der *M. rectus medialis* eine reine Adduktionswirkung habe. Durch die Raddrehung kommt es nun zu einem Tiefertreten des Ansatzes und damit zu einer Zugrichtung, die im wesentlichen von lateral-unten nach medial-oben verläuft. Dadurch, dass der Ansatzpunkt des Muskels unter dem Augenmittelpunkt (welcher ohne grossen Fehler mit dem Drehpunkt identifiziert werden kann) liegt, bekommt dieser Muskel neben der Adduktionswirkung noch eine Senkkomponente. Des weiteren tritt als zusätzliche Wirkung eine leichte rotatorische Komponente auf. Diese äussert sich in einer Raddrehung mit dem oberen Pol nach hinten, also entgegengesetzt der primären Stellungsänderung.

Dieselben Verhältnisse gelten — *mutatis mutandis* — für den *M. rectus lateralis*. Dieser bekommt infolge der primären Raddrehung neben der Abduktionswirkung eine Hebe- und eine Raddrehkomponente, wobei der Richtungssinn derselbe ist, wie beim *M. rectus medialis*, d. h. eine Tendenz zum Zurückdrehen des Bulbus in die Primärstellung. Interpretieren wir die beschriebenen Verhältnisse auf das Nystagmusgeschehen, so ergibt sich folgende Situation: der ursprünglich horizontale Nystagmus ist als Resultat einer alternierenden Kontraktion der beiden seitlichen *Mm. recti* aufzufassen, und diese primäre Innervation und damit der Kontraktionsablauf in diesen beiden Muskeln bleiben dieselben, unabhängig davon, ob und wie das Tier seine Stellung im Raume wechselt. Bei einem Stellungswechsel im Sinne einer sagittalen Kippung kommt es zur beschriebenen Raddrehung und damit zu den veränderten Zugwirkungen. Damit findet das Nystagmuserregungsbild veränderte periphere Verhältnisse. Entsprechend dem vorher Gesagten, wonach zu den rein adduzierenden und abduzierenden Wirkungen sich neben rotatorischen noch Senk-, respektive Hebekomponenten hinzugesellen, wird die Nystagmusschlagebene nicht mehr horizontal bleiben, sondern — für den konkreten Fall — eine von hinten-oben nach vorne-unten geneigte Richtung annehmen. Damit wäre qualitativ das erreicht, was wir in unseren Versuchen beobachten konnten. Es fragt sich, ob durch diesen einfachen Mechanismus auch quantitativ das hervorgebracht werden kann, was experimentell gefunden wird.

Betrachten wir Abbildung 9 und Tabelle 1, so zeigt sich, dass der Grad der Raddrehung im Grossteil der Fälle erheblich kleiner ist, als die entspre-

chende Neigung der Schlagebene. Nach dem oben Gesagten müsste aber, wenn für die Neigung der Schlagebene die veränderte Zugwirkung verantwortlich gemacht werden soll, das Mass der Raddrehung zum mindesten gleich gross, wenn nicht grösser als die Neigung der Schlagebene sein. Somit besteht begründeter Anlass, diesen Mechanismus nicht ohne weiteres als Tatsache hinzunehmen. Des weiteren konnten wir beobachten, dass die Raddrehung der Augen im allgemeinen früher einsetzt und auch früher ihr neues Niveau erreicht, als die Lageverschiebung der Schlagebene, und schliesslich konnten wir an der Raddreh-, hauptsächlich aber an der Schlagebenenkurve erhebliche Schwankungen konstatieren. Wäre die Lage der Schlagebene nur vom Grad der Raddrehung abhängig, so müssten diese Schwankungen innerhalb enger Grenzen synchron sein. Da dies aber ausgesprochen nicht der Fall ist, so bestehen, zusammen mit der vorher beschriebenen Beobachtung, gewichtige Gründe, die dargelegte «periphere» Entstehungsweise als allein wirksam abzulehnen und — per exclusionem — dem «zentralen» Mechanismus ein «Mitspracherecht» einzuräumen. Die beobachteten Phänomene wären somit zum mindesten teilweise als Ausdruck einer *organisatorischen Leistung* des zwischen Vestibularapparat und Augenmuskeln gelegenen nervösen Substrates zu interpretieren. Da uns die oben angeführten Argumente aber doch noch zu wenig stichhaltig erschienen, um von einem endgültigen Beweise sprechen zu können, suchten wir auf experimentellem Wege noch nach weiteren Befunden, welche in diesem Sinne verwertbar wären. Unsere Überlegungen waren dabei folgende: Ist die Lageänderung der Schlagebene nicht nur von der konkommittierenden Raddrehung abhängig, so sollte auch ein Lagewechsel beobachtet werden können, wenn es nicht zur Raddrehung kommt. Nun verfügen wir wohl über einige Experimente bei denen eine Raddrehung nicht zu beobachten war, während die Schlagebene als Folge der postrotatorischen Kippung eine deutliche Neigung aufwies. Immerhin sind aber die entsprechenden Ausschläge zu gering, um als eindeutig verwertet werden zu können. Wir versuchten daher, die Raddrehung künstlich auszuschalten.

Da diese beim Kaninchen fast ausschliesslich durch die schrägen Augenmuskeln bewirkt wird, trachteten wir danach, durch eine Exstirpation dieser beiden Muskeln diese Rotationsbewegung aufzuheben [KOELLA, FORSTER und SZABO (1949, 66)]. Beim Kaninchen wurden in Narkose, verbunden mit Lokalanästhesie, am linken Auge zu diesem Zwecke die Mm. obliqui sup. und inf. soweit als möglich unter Schonung der übrigen Augenmuskeln exstirpiert. Gleichzeitig wurde, um störende Einwirkungen von der Gegenseite auszuschalten, das rechte Auge enukleiert. Nach ein bis zwei Tagen konnten die Tiere für die Versuche verwendet werden. Sie wurden demselben *Procedere* unterzogen, wie wir es schon bei der ersten Versuchsreihe (Seite 31) beschrieben haben. Nach einer länger dauernden, gleichmässigen Rotation wurde gebremst und das Tier nach Anhalten um 15° , 30° oder 45° gekippt. Der postrotatorische Nystagmus und die tonischen Reaktionen wurden wiederum kinematographisch registriert und die Filme in der beschriebenen Weise

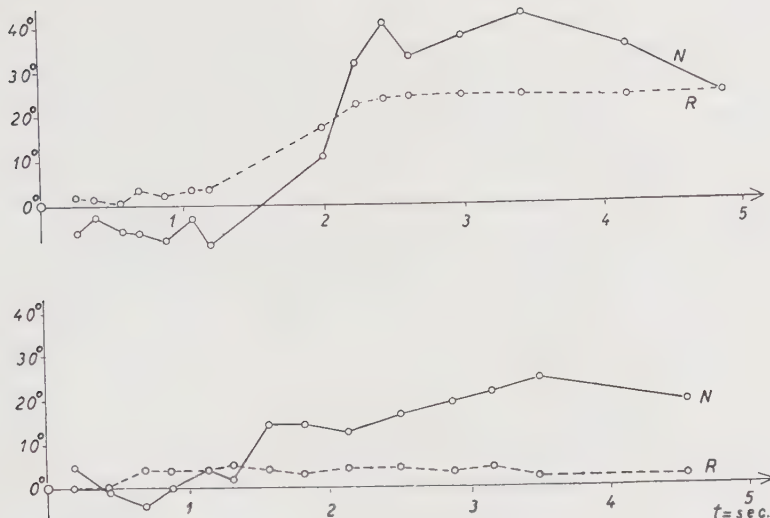


Abb. 24 Kurvenmässige Darstellung eines typischen Versuches mit postrotatorischer Kippung des Versuchstieres in der Sagittalebene um 30° kopfaufwärts, oben bei intakten, unten bei durchschnittenen schrägen Augenmuskeln. N = Nystagmusschlagebene, R = Raddrehung des Bulbusmeridianes. Man beachte, wie im ersteren Falle der Neigung der Schlagebene mit dem rostralen Pole nach unten eine kompensatorische Raddrehung annähernd parallel geht, während nach Ausfall der *Mm. obliqui sup. et inf.* eine Raddrehung ausbleibt, trotzdem aber noch eine deutliche kompensatorische Neigung der Schlagebene zustande kommt. (Aus Koella, Forster, Szabo, 1949, 66.)

kurvenmässig ausgewertet. Es zeigte sich, dass auf Grund der durchgeführten Operation eine Raddrehung nicht immer gänzlich ausgeschaltet werden kann. Wir waren geneigt, die noch vorhandene Bulbusrotation auf eine gewisse rotatorische Wirkung der geraden Augenmuskeln zurückzuführen, wobei bezüglich einer solchen Wirkung besonders der *M. rectus sup.* und der *rectus inf.* dank ihrer speziellen Lage im Vordergrund stehen. Hingegen trat trotz fehlender oder minimier Raddrehung in der Mehrzahl der Fälle, besonders bei grösseren Kippwinkeln, eine erhebliche Lageänderung der Schlagebene auf. Ein instruktives Beispiel ist in der Abbildung 24 dargestellt. Auf Grund dieser Befunde ist u. E. nicht mehr daran zu zweifeln, dass der Lagewechsel der Schlagebene — wenigstens teilweise — zentral bedingt ist; es erfolgt schon zentral eine Verarbeitung der Bogengangsaferenzen mit den Aferenzen von seiten der Schwerkraftsrezeptoren.

Wie haben wir uns dieses Zusammenwirken der beiden afferenten Systemevorzustellen? Um diese Frage zu beantworten, greifen wir vorerst auf einen Fall zurück, der nicht mehr eine physiologische, sondern eine künstlich produzierte Situation bietet. Wir denken an die eben referierten Experimente mit exstirpierten schrägen

Augenmuskeln. Bei diesen Versuchen wollen wir voraussetzen (wie es auch vereinzelt zu beobachten war!), dass eine Raddrehung überhaupt nicht auftritt, und dass die durch das postrotatorische Kippen ausgelöste Neigung der Schlagebene sehr ausgesprochen ist. Wir versuchen nun — ähnlich wie es Hess für den optischen Greifreflex gemacht hat — eine Apparatur zu entwerfen, welche den beobachteten Phänomenen organisatorisch gerecht wird; eine Apparatur, welche imstande ist, die Schlagebene einer rhythmischen Bewegung — entsprechend der typischen Nystagmusschwingung — auf Grund weiterer Afferenzen in definierter Abhängigkeit von letzteren zu variieren. Da für diese Bewegung (für ein Auge gesehen) nach der Exstirpation der obliqui vier bewegende Elemente zur Verfügung stehen, besteht das Problem darin, diese vier Elemente nach Kraft und Zeit so einzusetzen, dass der verlangte Effekt entsteht. Durch einen Beschleunigungsreiz kommt es zur Erregung der Bogengänge (für den konkreten Fall der horizontalen) und damit zu einem Erregungsgebilde bestimmter Struktur in deren zentraler Repräsentation. Es entsteht zentral das Gebilde «Nystagmus», also rhythmische Bewegung des Auges von bestimmter Schwingungsform. Dieses Erregungsgebilde hat aber, was die Schwingungsebene anbelangt, noch eine theoretisch unendlich grosse Zahl von Potenzen. Es greift nun ein von seiten der Schwerkraftsrezeptoren gesteuertes Wahlorgan ein und hebt aus dieser Mannigfaltigkeit der Möglichkeiten diejenige heraus, welche der momentanen Situation entspricht. Die momentane Lage im Raume ist massgebend für die zu wählende Lage der Schlagebene. Das Funktionsschema (Abbildung 25) zeigt den Tatbestand in graphischer Darstellung. Es sind zwei Situationen herausgegriffen: punktiert das Verhalten, wenn das Tier nach der Rotation in seiner Lage belassen wird. Das zentrale Erregungsgebilde ist dann so beschaffen, dass (vereinfacht dargestellt) nur die seitlichen Augenmuskeln tätig sind und somit ein, in bezug auf das Tier, horizontaler Nystagmus ausgelöst wird. Der mit ausgezogenen Strichen dargestellten Situation wurden die Verhältnisse zugrunde gelegt, wenn das Tier nach Abbremsen der Rotation um 30° gekippt wurde. Der «Lagereiz» aus dem Vestibularorgan wählt aus der Mannigfaltigkeit der zentralen Erregungen ein Gebilde aus, das die rhythmischen Impulse abwechselnd den Mm. recti lat. und sup. für die eine Phase, den Mm. recti med. und inf. für die andere Phase zukommen lässt. Damit tritt ein Nystagmus auf, welcher bei richtiger Dosierung der entwickelten Kräfte die gewünschte Lage der Schlagebene, nämlich eine Neigung mit dem vorderen Pol nach unten, aufweist.

Die eben beschriebenen Verhältnisse finden sich jedoch physiologischerweise nicht vor; die schrägen Augenmuskeln sind intakt. Es spielen somit beim ganzen Geschehen noch die durch die letzteren hervorgerufenen tonischen Raddrehreflexe hinein. Für unser Problem liegt die Bedeutung dieser Stellungenänderungen der Augen darin, dass damit die Zugwirkung der Augenmuskeln verändert wird. Durch eine solche Raddrehung wird — wie schon eingehend besprochen wurde — die periphere Situation so verändert, dass bei einem Konstantbleiben der Nystagmuserregungen, d. h. bei einem

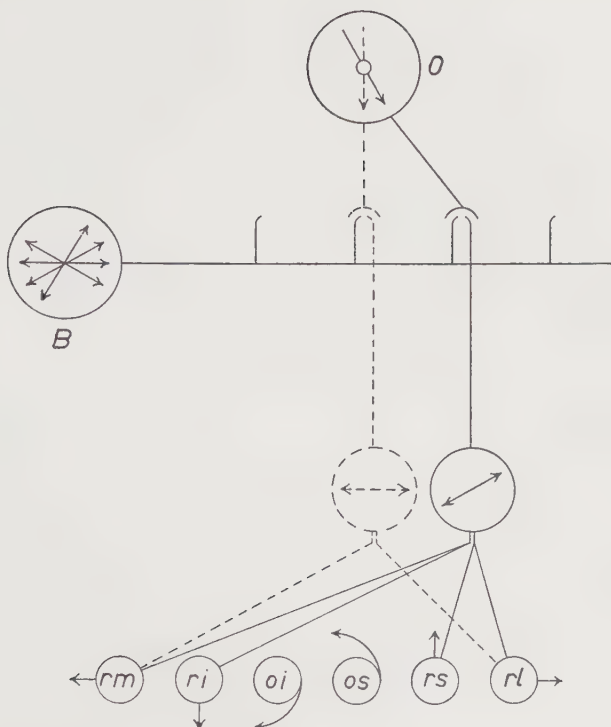


Abb. 25 Funktionsschema betr. Organisation des Nystagmus bei verschiedenen Stellungen des Tieres im Schwerfeld. Die schrägen Augenmuskeln sind durchschnitten. In der zentralen Repräsentation *B* des Bogengangapparates kommt es zum Erregungsbilde «Nystagmus», wobei hinsichtlich der Schlagebene noch eine Vielzahl von Möglichkeiten besteht. Aus dieser Vielzahl wählt die zentrale Repräsentation *O* der Schwererezeptoren den für die momentane Raumstellung adäquaten Nystagmus aus und setzt die entsprechenden Muskeln ein. ----- Erregungsweg bei Horizontallage; — Erregungsweg bei Stellung vorne-hoch.

Beschränkt bleiben der alternierenden Kontraktion und Erschlaffung auf die seitlich ansetzenden Augenmuskeln, die Schlagebene schon um einen ansehnlichen Betrag verdreht wird. Andererseits haben wir an den Versuchen mit durchschnittenen Augenmuskeln gesehen, dass schon rein zentral die Ebene des Nystagmus durch eine Umdisponierung des Erregungsbildes verändert werden kann. Sind beide Effekte wirksam, so sollte es zu einer Addition beider Kompensationseffekte kommen. Eine solche Addition der zentral bedingten und der durch die Raddrehung rein peripher bedingten Kompensation hätte aber eine Überkompensation zur Folge. Die zu beobachtende Lageänderung der Schlagebene müsste demnach erheblich grössere Winkelwerte annehmen als die, um welche das Tier überhaupt gekippt wurde. Dass das nicht der Fall ist, zeigen unsere Experimente (siehe S. 31 ff.), bei

welchen man eine für biologische Verhältnisse recht gute Übereinstimmung der Kippwinkel mit dem Drehwinkel der Schlagebene erkennt.

Für physiologische Verhältnisse kann somit offenbar die organisatorische Apparatur, wie wir sie eben schematisch wiedergegeben haben, noch nicht genügen. Es spielt die momentane Position des Bulbus in der Orbita in das Gesamtgeschehen hinein. Eine Beeinflussung des motorischen Geschehens kann aber nicht anders vor sich gehen, als dass die Position des Augapfels, damit die momentane Zugwirkung jedes einzelnen Muskels ins Zentralorgan übermittelt und im Dispositiv der bewegenden Elemente verwertet wird. Es hat die Stellung des Bulbus ihre zentrale Repräsentation und dieser zentrale Repräsentant funktioniert als weiteres Wahlorgan. Dieses zweite Wahlorgan hat für die schon als definiertes zentrales Erregungsgebilde vorhandene potentielle Bewegung auf Grund der momentanen peripheren Situation die adäquaten motorischen Elemente mit dosierter Kraftentfaltung einzusetzen; der Positionsreiz «wählt» die geeigneten Effektoren aus.

Diese durch die veränderte Ausgangsposition des Bulbus komplizierten Verhältnisse haben wir wiederum in einem Funktionsschema dargestellt. Die eine Zeichnung (Abbildung 26) zeigt die Verhältnisse, wie sie in den Experimenten Seite 31 ff. beschrieben sind, wo das Tier nach Abbremsen der Rotation um 30° mit dem Kopf nach oben gekippt wurde. Wir beobachteten die typische Raddrehung mit dem vorderen Pol nach unten, sowie eine gleichsinnige Verdrehung der Schlagebene. Die gleichen Verhältnisse liegen auch vor für den Fall des perrotatorischen Nystagmus beim Drehen um eine schiefe Achse, und zwar im speziellen Fall für die Stellung III (Kopf hoch; s. Abb. 15, Seite 44). Wir ersen aus Abbildung 26, dass zunächst ein direkter Einfluss der Otolithenapparate auf die Augen besteht; es kommt zur typischen Raddrehung als Wirkung — vereinfacht dargestellt — des *M. obliquus superior*. Von seiten dieser Otolithenafferenzen wird ferner das Erregungsgebilde der Bogengänge so gelenkt, dass es — wie in Schema Abbildung 25 — zum Entwurf «schiefer Nystagmus, vorderer Pol nach unten verschoben» kommt. Ferner erhält der zentrale Repräsentant *P* Meldung über die (veränderte) Stellung des Augapfels in der Orbita. Durch Verwertung dieses Positionsreizes kommt es zum der momentanen Situation gerechtfertigten Einsatz der Effektoren, nämlich zur Hauptsache des *M. rectus lateralis* und *medialis*, daneben zur Komplettierung der Verdrehung der Schlagebene und zur Kompensation störender raddrehender Komponenten auch der Augenheber und -senker, sowie der schrägen Augenmuskeln.

In Abbildung 27 ist die Situation dargestellt, die wir vor uns haben, wenn wir im Verlaufe einer Rotation um eine schiefe Achse, das Tier in jener Stellung beobachten, in welcher die Längsachse horizontal ist, die bitemporale Achse aber eine Schiefstellung nach links unten (Stellung II) aufweist. Eine analoge Situation könnte auch am postrotatorischen Nystagmus beobachtet werden, wenn nach der nystagmusauslösenden Abbremsung das Tier nach links um die Längsachse gekippt würde. Auch hier haben wir wieder einen direkten Einfluss von seiten der Schwerkraftrezeptoren auf die Augen, der —

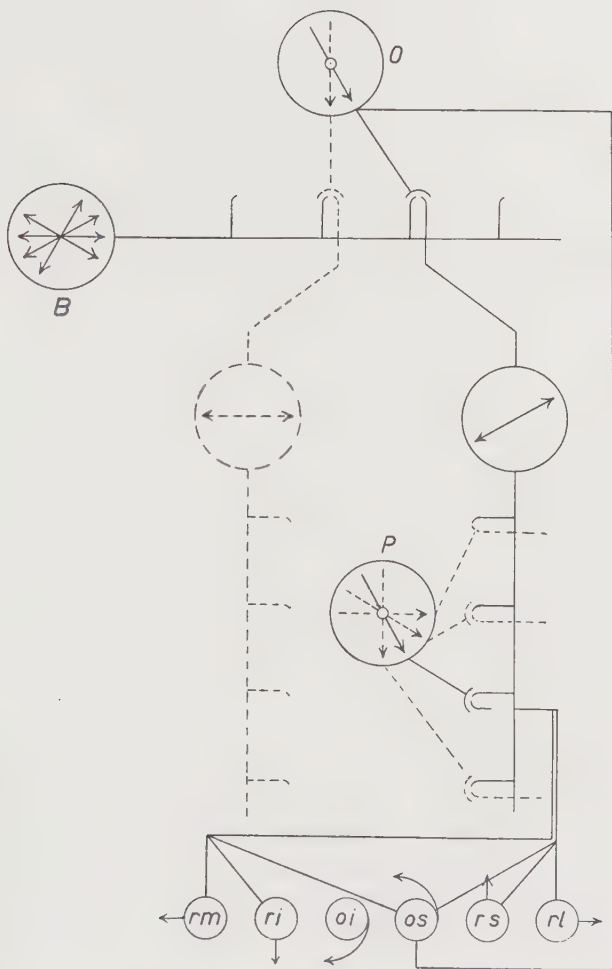


Abb. 26 Funktionsschema betr. Organisation des Nystagmus bei intakten Augenmuskeln. Hier ist durch Einwirkung der Schwererezeptoren schon eine Raddrehung der Bulbi erfolgt. Die zentrale Nystagmuserregung findet somit veränderte Zugwirkung der Augenmuskeln. Durch Vermittlung der zentralen Repräsentation P der Propriozeptivität aus der Orbita wird diesen veränderten Verhältnissen im Dispositiv der Effektoren in qualitativer und quantitativer Hinsicht Rechnung getragen. Dem Schema liegen die Verhältnisse bei einer Stellung vorne-hoch zugrunde.

bei einer für den konkreten Fall angenommenen Neigung nach links — ein Heben des linken Auges bewirkt. Da die Längsachse horizontal liegt, wird aus der Mannigfaltigkeit der verschiedenen Nystagmusschlagebenen eine zum Tier horizontale «ausgelesen», was im Schema mit einem horizontalen Doppelpfeil dargestellt ist. Wäre das Auge nun in Primärstellung,

so könnten ohne weiteres die beiden seitlich ansetzenden Augenmuskeln eingesetzt werden. Da aber das Auge nach oben blickt, würde durch diesen Effektoreinsatz die schon Seite 8 erwähnte motorische Fehlleistung zustande kommen. Um die horizontalen Pendelbewegungen zu bewerkstelligen, müssen somit neben den Mm. recti lat. und med. auch die Muskeln mit Vertikalwirkung und die obliqui sich am motorischen Geschehen beteiligen. Im speziellen müssen für die Abduktion zusammen mit dem M. rectus lat. der M. rectus inf. und der M. obliquus inf. wirken, um den verlangten motorischen Effekt hervorzurufen, während für die rückläufige Phase der M. rectus med., der rectus inf. und der obliquus sup. sich kontrahieren.

Bei dieser Darstellung der Mechanismen, welche im Sinne eines gelenkten Reflexes zur Festlegung der Schlagebene führen, haben wir die noch relativ einfache Situation herausgegriffen, wo die Bogengangserregungen nur der zusätzlichen Einflussnahme von seiten der Otolithenorgane und des Positionsreizes aus der Orbita unterliegen. Ähnliche Verhältnisse haben wir vor uns, wenn der Kopf des Versuchstieres nach der Rotation im Raume ruhig gehalten wird und der Rumpf gegenüber dem Kopfe eine (passive) Kippung in sagittaler Richtung ausführt. Im Experiment sahen wir unter solchen Umständen ebenfalls eine — wenn auch schwache — Neigung der Schlagebene neben einer Raddrehung im Richtungssinne der Körperneigung. Ein entsprechendes Funktionsschema würde sich für diese Verhältnisse offenbar gleich wie das vorhergehende (Abb. 26/27) gestalten. Man hätte lediglich an Stelle des zentralen Repräsentanten O für die Schwererezeptoren einen solchen für propriozeptive Einflüsse von seiten des Halses einzutragen. Üben beide Affferenzgruppen ihren Einfluss aus, so hätte man für jeden der beiden «lenkenden» Einflüsse einen besondern zentralen Repräsentanten einzutragen, welche beide in bezug auf ihren Einflussort in «Parallelanordnung» stehen. Wie wir aber gesehen haben, scheint ihr Gesamteinfluss nicht der algebraischen Summe der Einzeleinflüsse zu entsprechen, so dass wahrscheinlich noch mit einer gegenseitigen Beziehung zwischen diesen beiden Impulsgruppen im Sinne einer Hemmung zu rechnen ist.

Verwickelter wird die Situation, wenn die nystagmusauslösende Erregung nicht nur von einem Bogengange oder von einem (als Einheit zu konzipierenden) Bogengangspaar ausgeht, wie wir bis jetzt angenommen haben, sondern wenn die Rotation des Tieres so erfolgt, dass durch die entsprechenden Beschleunigungen, respektive Verzögerungen eine Endolymphströmung in einer Mehrzahl von Halbzirkelkanälen bewirkt wird. Diese Situation verlangt noch nach einer zusätzlichen Erweiterung unserer Schemata, auf die wir aber in diesem Rahmen verzichten wollen.

Mit diesen Erörterungen sind wir am Schlusse unserer Arbeit angelangt. Wir sind uns bewusst, dass die Verhältnisse z. T. nicht einfach sind und dass dementsprechend die Darstellung ihre Schwierigkeiten hat. Wir hoffen aber, dass es uns gelungen ist, dieser Schwierigkeiten doch in befriedigender Weise Herr zu werden und damit auch bei den dem Problem etwas ferner stehenden Lesern Interesse zu erwecken und Verständnis zu vermitteln. — Es ist

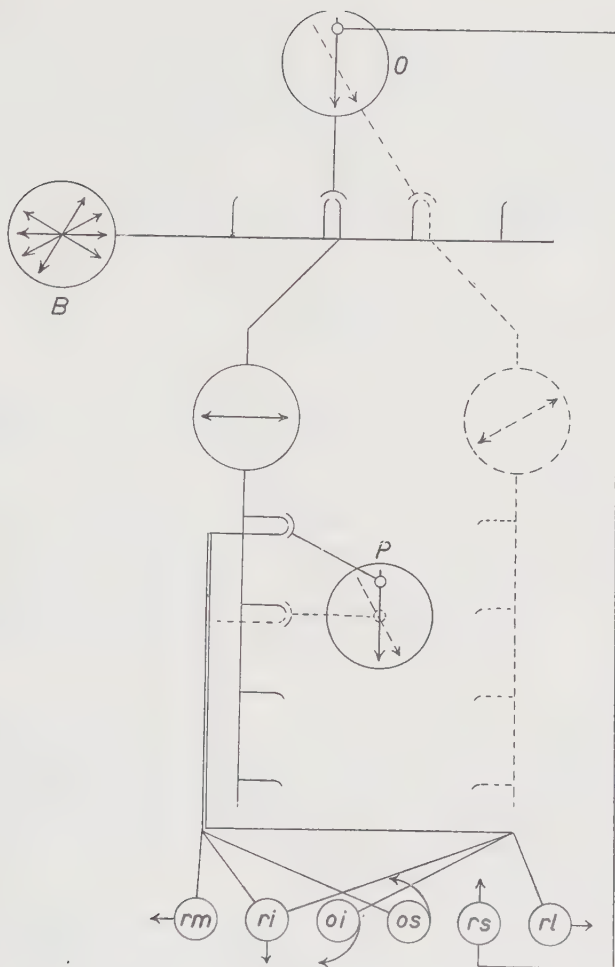


Abb. 27 Einzelelemente wie in Abb. 26. Das Tier ist hier um einen kleinen Winkel in der Frontalebene, d. h. um die Längsachse gekippt. Der Nystagmus ist horizontal; die tonische Lageveränderung des Bulbus verlangt einen andern Einsatz der Effektoren als bei Normallage mit Bulbus in Primärstellung.

diese Arbeit ein Beitrag zur Physiologie der vestibulär induzierten Augenbewegungen und ein Beitrag zum Problem der Koordination und Organisation der Motorik. In diesem Sinne möchten wir als Hauptergebnis die Erkenntnis anführen, dass Untersuchungen auf dem Gebiete der vestibulären Reflexe sich nicht auf Einzelaktionen beschränken dürfen, dass nur eine ganzheitliche Betrachtungsweise den Verhältnissen gerecht wird; volles Verständnis für diese Vorgänge kann nur erwartet werden, wenn man sie als Resultat einer koordinierten Zusammenarbeit im Hinblick auf den

funktionellen Erfolg der Raumorientierung darstellt. Diese Feststellungen — glauben wir — gelten nicht nur für das bearbeitete spezielle Thema; jegliches motorische Geschehen kann in seiner Eigenart nur verstanden werden, wenn es zum Gesamtverhalten des Organismus in Beziehung gebracht wird. Und was hier für die Motorik ausgesprochen wird, hat auch seine Gültigkeit für die ganze Biologie, was auch das als Leitmotiv an den Anfang gestellte Goethewort besagt, mit dem wir schliessen möchten: «In der lebendigen Natur geschieht nichts, was nicht in einer Verbindung mit dem Ganzen stehe.»

Zusammenfassung

1. Der menschliche Gang, die verschiedenen Fortbewegungsarten der Tiere, weitere Ziel- und Zweckbewegungen, sowie unsere Sprache, sind Beispiele, an Hand derer auf die Leistungsfähigkeit, Anpassungsfähigkeit und Präzision der **M o t o r i k** hingewiesen wird.

2. Ausgehend von der Tatsache, dass Bewegungsauslösung und -unterbrechung, sowie Richtungsänderungen, immer auf der Einwirkung von Kräften beruhen, wird festgestellt, dass für eine zweckdienliche Motorik eine strenge **K o o r d i n a t i o n** im Einsatz der zahlreichen Einzelkräfte die notwendige Voraussetzung ist. Der Koordination liegt eine entsprechende **O r g a n i s a t i o n** zugrunde.

3. Da die bisherigen experimentellen Methoden noch nicht diejenigen Befunde ergeben haben, welche uns die organisatorischen Prinzipien auf dem Gebiete der Motorik wesentlich näher gebracht hätten, ist versucht worden, durch konstruktives Vorgehen zu einem Resultat in der genannten Hinsicht zu kommen. Die **Hesssche** Konzeption des **gelenkten Reflexes** als Ergebnis solcher Studien wird dargelegt.

4. In der vorliegenden Arbeit soll — ausgehend von experimentellen Befunden — neben Fragen der sinnesphysiologischen Bedeutung der entsprechenden Phänomene das Problem der **K o o r d i n a t i o n** und **O r g a n i s a t i o n** im Rahmen der vestibulären Augenreflexe behandelt werden.

5. Im Hinblick auf die folgenden experimentellen Erörterungen werden in einer Übersicht die heutigen Kenntnisse und Auffassungen über die Physiologie der **vom Innenohr ausgelösten Augenbewegungen** — des Augennystagmus einerseits, der tonischen Augeneffekte anderseits — dargelegt, wobei besonders ihre Funktion im Rahmen der ereismatischen Motorik für ein zielsicheres motorisches Handeln betont wird.

6. Die **V e r s u c h s t e c h n i k** wird in einem speziellen Abschnitt erläutert. Zur vestibulären Reizung dient eine speziell konstruierte Drehapparatur, welche an Hand einer Skizze beschrieben wird. Die Vorteile der als Versuchstiere dienenden Kaninchen werden dargelegt. Die Registrierung des Nystagmus erfolgt auf kinematographischem Wege. Eine kurze Übersicht

betreffe die sonst üblichen Registriermethoden erlaubt eine kritische Betrachtung sowohl jener, als auch der eigenen Registriertechnik.

7. Die Resultate mehrerer Serien von Experimenten werden nach Erläuterung der speziellen Fragestellung und Versuchsanordnung beschrieben. Es ergibt sich:

- a) dass die Schlagebene des Nachnystagmus durch eine Stellungsänderung des Versuchstieres in bezug auf das Schwerfeld hinsichtlich ihrer Lage relativ zum Schädel beeinflusst wird,
- b) dass die Schlagebene in analoger Weise durch Bewegungen des Rumpfes relativ zum (im Schwerfeld ruhig stehenden) Kopfe und durch Bewegungen des Kopfes gegenüber dem (im Raume ruhig stehenden) Rumpf eine Beeinflussung erfährt,
- c) dass bei Rotation um schief im Raume stehende Achsen die Schlagebene einen periodischen Lagewechsel zeigt; es lässt sich eine deutliche sinoidale Charakteristik feststellen, indem die Werte, die der Winkel zwischen Schlagebene und Längsachse des Tieres im Verlaufe der Rotation annimmt, annäherungsweise durch die Ordinaten einer synchronen Sinusschwingung ersetzt werden können.

8. Die Bedeutung dieses Lagewechsels der Schlagebene im Rahmen raumorientierender Mechanismen wird diskutiert.

9. Die Mechanismen, welche bei der Beeinflussung der Schlagebenenlage durch Stellungsänderungen des Versuchstieres oder durch Bewegungen zwischen Rumpf und Kopf eine Rolle spielen, werden besprochen.

- a) Eine erste Möglichkeit, dass es bei einem Stellungswechsel während des Nystagmus zu einer Umlenkung der Endolymphströmung kommen könnte, womit die Lageänderung der Schlagebene zu erklären wäre, wird abgelehnt.
- b) Es handelt sich nach allem um eine Beeinflussung der Bogengangserregungen durch die Schwererezeptoren und die Halspropriozeptivität; hierbei ist die Verdrehung der Schlagebene einerseits auf eine — durch tonische Augenreflexe bedingte — veränderte Zugwirkung der Augenmuskeln, anderseits auf eine zentrale Verarbeitung des Erregungsgebildes der Bogengänge durch die Afferenzen aus den Schwerkräftenrezeptoren, respektive der Halspropriozeptivität zurückzuführen. Der ganze Mechanismus wird als gelenkter Reflex dargestellt und an Hand von Funktionsschemata erläutert.

Anhang

Berechnung des Problems auf Seite 49

Experimentell seien n Punkte $1 \dots i \dots n$ bekannt. Die Ordinate des Punktes i sei A_i . Jedem Messpunkt entspricht ein Punkt auf der anzupassenden Sinuskurve mit dem Ordinatenwert y_i . Der Amplitudenwinkel α' sei zunächst konstant. Wir gehen aus von der Formel

$$y_i = \alpha' \cdot \sin(\omega_i - \delta + \gamma).$$

δ ist eine feste Konstante, die aus einer ersten graphischen Anpassung zu $\delta = 135^\circ$ gefunden worden ist. γ ist der zu bestimmende Phasenwinkel, der für kleinste Streuung bürgt, d. h. bei dem der Mittelwert aller $A_i - y_i$ minimal wird.

$$y_i = \alpha' [\sin(\omega_i - \delta) \cos \gamma + \sin \gamma \cos(\omega_i - \delta)].$$

Wenn es sich wie im konkreten Fall um kleine Winkel für γ handelt, kann ohne grossen Fehler

$$\cos \gamma \rightarrow 1 \text{ und } \sin \gamma \rightarrow \gamma \text{ gesetzt werden}$$

$$y_i = \alpha' [\sin(\omega_i - \delta) + \gamma \cos(\omega_i - \delta)].$$

Wir bilden die Grösse

$$\sum_{i=1}^n |A_i - y_i|^2$$

welche bei bester Anpassung für einen bestimmten Winkel $\gamma_{extr.}$ minimal wird.

$$\sum_{i=1}^n |A_i - y_i|^2 = \sum_{i=1}^n |A_i - \alpha' [\sin(\omega_i - \delta) + \gamma \cos(\omega_i - \delta)]|^2 = \text{minimal.}$$

Die erste Ableitung muss demzufolge gleich Null werden.

$$\sum_{i=1}^n \frac{d}{d\gamma} |A_i - y_i|^2 = \sum_{i=1}^n \frac{d}{d\gamma} |A_i - \alpha' [\sin(\omega_i - \delta) + \gamma \cos(\omega_i - \delta)]|^2 = 0$$

$$\sum_{i=1}^n [-2\alpha' A_i \cos(\omega_i - \delta) + 2\alpha'^2 \gamma \cos^2(\omega_i - \delta) + 2\alpha'^2 \sin(\omega_i - \delta) \cos(\omega_i - \delta)] = 0$$

$$2\alpha' \sum_{i=1}^n A_i \cos(\omega_i - \delta) + 2\gamma \alpha'^2 \sum_{i=1}^n \cos^2(\omega_i - \delta) + 2\alpha'^2 \sum_{i=1}^n \sin(\omega_i - \delta) \cos(\omega_i - \delta) = 0$$

$$\gamma = \frac{\sum_{i=1}^n A_i \cos(\omega_i - \delta) - \alpha' \sum_{i=1}^n \sin(\omega_i - \delta) \cos(\omega_i - \delta)}{\alpha' \sum_{i=1}^n \cos^2(\omega_i - \delta)}$$

Für $\alpha' = 10^\circ$ wird

$$\gamma = 0,04^\circ.$$

Der Korrekturwinkel ist also sehr klein, sodass er ohne erheblichen Fehler vernachlässigt werden kann. Wir haben mit der gewählten Kurve phasenmässig die experimentell gefundenen Werte mit guter Übereinstimmung ersetzt.

Um die Kurve amplitudenmässig an die experimentellen Werte anzugleichen, hat man wieder von der gleichen Formel auszugehen und zum auf graphischem Wege ermittelten Amplitudenwinkel $\alpha' = 10^\circ$ noch einen Korrekturwinkel ε zu addieren.

$$y_i = (\alpha' + \varepsilon) \sin(\omega_i - \delta)$$

$$A_i - y_i^2 = |A_i - (\alpha' + \varepsilon) \sin(\omega_i - \delta)|^2.$$

Bedingung:

$$\sum_{i=1}^n A_i - y_i^2 = \text{minimal bei Veränderung von } \varepsilon!$$

$$\sum_{i=1}^n \frac{d}{d\varepsilon} |A_i - y_i|^2 = \sum_{i=1}^n \frac{d}{d\varepsilon} |A_i - (\alpha' + \varepsilon) \sin(\omega_i - \delta)|^2 = 0!$$

$$- \sum_{i=1}^n A_i \sin(\omega_i - \delta) + (\alpha' + \varepsilon) \sum_{i=1}^n \sin^2(\omega_i - \delta) = 0$$

$$\varepsilon = \frac{\sum_{i=1}^n A_i \sin(\omega_i - \delta) - \alpha' \sum_{i=1}^n \sin^2(\omega_i - \delta)}{\sum_{i=1}^n \sin^2(\omega_i - \delta)}$$

$$\varepsilon = -3,19^\circ.$$

Die endgültige Formel heisst: $y_i = 6.8^\circ \cdot \sin(\omega_i - 135^\circ)$.

Literatur

- (1) ABELS, H.: Ist der Nachschwindel im Endorgan oder nervös bedingt? Z. f. Psychologie u. Physiol. d. Sinnesorg. 45, 85, 1907.
- (2) ABRECHT, TH.: Das Verhalten des Andrehnystagmus beim Kaninchen bei Rotationen mit exzentrischer Kopflage. Diss. Zürich, 1949 (im Druck).
- (3) AKERT, K.: Der visuelle Greifreflex. Helv. Physiol. Acta 7, 112, 1949.
- (4) BARANY, R.: Untersuchungen über den vom Vestibularapparat des Ohres reflektorisch ausgelösten rhythmischen Nystagmus. Mschr. f. Ohrenheilk. 40, 191, 1906 sowie 41, 477, 1907.
- (5) — Augenbewegungen durch Thoraxbewegungen ausgelöst. Zbl. Physiologie 20, 298, 1907.
- (6) — Physiologie und Pathologie des Bogengangsapparates. Deutike, Leipzig, 1907.
- (7) BARTELS, M.: Über die Regulierung der Augenstellung durch den Ohrapparat. v. Graefes Arch. 78, 111, 1911.
- (8) — Vergleichendes über die Augenbewegungen. Hdb. d. normalen und path. Physiol. Bd. XII/2, 1931.
- (9) — Der Rhythmus des vestibulären Nystagmus als Kippschwingung. v. Graefes Arch. 146, 3, 1943.
- (10) BARTORELLI, C. und WYSS, O. A. M.: Kinematographische Analyse der labyrinthären postrotatorischen Körperdrehreaktionen. Pflügers Arch. 245, 511, 1942.
- (11) BECHTEREW, W.: Ergebnisse der Durchschneidung des N. acusticus nebst Erörterung der Bedeutung der semicirculären Canäle für das Körpergleichgewicht. Pflügers Arch. 30, 312, 1883.
- (12) BETHE, A. und SCHAEFER, H.: Erregungsgesetze einer Blinkschaltung im Vergleich zu denen biologischer Objekte. Pflügers Arch. 249, 313, 1948.
- (13) BIANCHETTI, G.: Kinematographische Analyse der vestibulären und optischen Kompensationsmechanismen am postrotatorischen Kopfnystagmus bei Änderung der Körperlage. Diss. Zürich. 1942.
- (14) BRAAK TER, J. G. W.: Kann der Bogengangsapparat durch geradlinige Beschleunigung gereizt werden? Pflügers Arch. 238, 327, 1937.
- (15) BREUER, J.: Beitrag zur Lehre vom statischen Sinn (Gleichgewichtsorgan, Vestibularapparat des Ohrlabyrinthes). 2. Mitt., Wien. med. Jahrb. 1875, Heft 1.
- (16) — Über die Funktion der Otolithenapparate. Pflügers Arch. 48, 195, 1891.
- (17) — Über Bogengänge und Raumsinn. Pflügers Arch. 68, 596, 1897.
- (18) — Studien über den Vestibularapparat. Sitz.-Ber. kaiserl. Akad. Wissensch. Wien, Math.-naturw. Kl. 112, Abt. III, 1903.
- (19) — und KREDL, A.: Über die scheinbare Drehung des Gesichtsfeldes während der Einwirkung einer Zentrifugalkraft. Pflügers Arch. 70, 494, 1898.
- (20) BROWN, A. C.: On the sense of rotation. J. of Anat. and Physiol. 8, 327, 1874.
- (21) BRUNNER, H.: Bemerkungen zum zentralen Mechanismus des vestibulären Nystagmus. Mschr. f. Ohrenheilk. 53, 1, 1919.
- (22) BUYS, E.: Notation graphique du nystagmus vestibulaire pendant la rotation. Soc. française d'Otologie, Mai 1909.
- (23) — Über die Nystagmographie beim Menschen. Zbl. Ohrenheilk. 9, 57, 1910.
- (24) — Contribution à l'étude du nystagmus oculaire de la rotation chez l'homme. Revue oto-neuro-oculistique 2, 641 u. 721, 1924 u. 3, 10 u. 15, 1925.
- (25) CAMIS, M.: The physiology of the vestibular apparatus. Oxford University press, 1930.

- (26) EWALD, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des N. octavus. Bergmann, Wiesbaden, 1892.
- (27) FENN, W. O. und HURSH, I. B.: Movements of the eyes when the lids are closed. *Am. J. Physiol.* **118**, 8, 1937.
- (28) FISCHER, M. H.: Die Funktionen des Vestibularapparates bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln. *Hdb. d. norm. und path. Physiol.* Bd. XI, 1926.
- (29) — Die Regulationsfunktionen des menschlichen Labyrinths. Bergmann, München, 1928.
- (30) — und WODAK, E.: Experimentelle Untersuchungen über Vestibularisreaktionen. *Z. f. Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde*, **3**, 198, 1922.
- (31) FLEISCH, A.: Tonische Labyrinthreflexe auf die Augen. *Pflügers Arch.* **194**, 554, 1922,
- (32) — Das Labyrinth als beschleunigungsempfindliches Organ. *Pflügers Arch.* **195**, 499, 1922.
- (33) — Neuere Ergebnisse über Mechanik und propriozeptive Steuerung der Atmungsbewegungen. *Erg. Physiol.* **36**, 249, 1934.
- (34) — und TRIPOD, J.: Zur sensiblen Komponente der Atmungssteuerung. *Verh. d. Vereins d. Schweiz. Physiol.* 1942.
- (35) FORSTER, G.: Postrotatorischer Augennystagmus bei Stellungsänderungen des Kopfes. *Diss. Zürich*, 1949.
- (36) FRENZEL, H.: Der Nachweis von schwachem, bei gewöhnlicher Beobachtung nicht sichtbarem Spontannystagmus. *Klin. Wschr.* **7**, 396, 1928.
- (37) FREUSBERG, A.: Reflexbewegungen beim Hunde. *Pflügers Arch.* **9**, 358, 1874.
- (38) GOLTZ, F. und FREUSBERG, A.: Die Funktionen des Lendenmarkes des Hundes. *Pflügers Arch.* **8**, 460, 1874.
- (39) GRAHAM-BROWN, T.: Die Reflexfunktionen des Zentralnervensystemes mit besonderer Berücksichtigung der rhythmischen Tätigkeiten beim Säugetier. *Erg. Physiol.* **15**, 480, 1916.
- (40) GRAHE, K.: Funktionsprüfung des Vestibularapparates durch Drehschwachreize. *Z. f. Hals-, Nasen- und Ohrenheilk.* **11**, 391, 1925.
- (41) — Die Funktion des Bogengangsapparates und der Statolithen beim Menschen. *Hdb. d. normalen und path. Physiol.* Bd. XI, 1926.
- (42) HESS, W. R.: Eine neue Untersuchungsmethode bei Doppelbildern. *Arch. f. Augenheilk.* **62**, 233, 1908.
- (43) — Kritik der Hering-Breuerschen Lehre von der Selbststeuerung der Atmung. *Pflügers Arch.* **226**, 198, 1930.
- (44) — Motorik als Organisationsproblem. *Biol. Zbl.* **61**, 545, 1941.
- (45) — Biomotorik als Organisationsproblem. *Die Naturwissenschaften* **30**, 441 und 537, 1942.
- (46) — Experimentelle Darstellung des mesenzephalen Blickzentrums, seiner Struktur und Funktionsweise. *Helv. Physiol. Acta* **4**, C 3, 1946.
- (47) — Zwischenhirn und Motorik. *Helv. Physiol. Acta. Suppl.* **V**, 1948.
- (48) — Das Zwischenhirn. Benno Schwabe, Basel, 1949.
- (49) — BÜRGI, S. und BUCHER, V.: Motorische Funktionen des Tectal- und Tegmentalgebietes. *M Schr. f. Psychiatr. und Neurol.* **112**, 1, 1946.
- (50) HOEVE, J. VAN DER und KLEIJN A. DE: Tonische Labyrinthreflexe auf die Augen. *Pflügers Arch.* **169**, 241, 1917.
- (51) HOFFMANN, P.: Die physiologischen Eigenschaften der Eigenreflexe. *Erg. Physiol.* **36**, 15, 1934.
- (52) INTYRE MC, A. K.: The quick component of nystagmus. *J. Physiol.* **97**, 8, 1939.

- (53) JORDAN, H.: Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystemes bei Pulmonaten. II. Tonus und Erregbarkeit. *Pflügers Arch.* 110, 533, 1905.
- (54) JUNG, R.: Eine elektrische Methode zur mehrfachen Registrierung von Augenbewegungen und Nystagmus. *Klin. Wschr.* 18, 21, 1939.
- (55) Die Registrierung des postrotatorischen und optokinetischen Nystagmus und die optisch-vestibuläre Integration beim Menschen. *Acta oto-laryng.* 36, 199, 1948.
- (56) und TÖNNIES, J. F.: Die Registrierung und Auswertung des Drehnystagmus beim Menschen. *Klin. Wschr.* 26, 513, 1948.
- (57) KLEIJN, A. DE: Tonische Labyrinth- und Halsreflexe auf die Augen. *Pflügers Arch.* 186, 82, 1921.
- (58) Experimentelle Untersuchungen über die schnelle Phase des vestibulären Nystagmus beim Kaninchen. *v. Graefes Arch.* 107, 480, 1922.
- (59) — und MAGNUS, R.: Über die Funktion der Otolithen. I. Mitt. Otolithenstand bei den tonischen Labyrinthreflexen. *Pflügers Arch.* 186, 6, 1921.
- (60) — — Über die Funktion der Otolithen. II. Mitt. Isolierte Otolithenausaltung beim Meerschweinchen. *Pflügers Arch.* 186, 61, 1921.
- (61) — — Über die Funktion der Otolithen. III. Mitt. Kritische Bemerkungen zur Otolithentheorie von Herrn F. H. QUIX. *Pflügers Arch.* 194, 407, 1922.
- (62) KOELLA, W.: Experimentell-physiologischer Beitrag zum Nystagmus-Problem. *Helv. Physiol. Acta.* 5, 154, 1947.
- (63) — Drehapparat zur Erzeugung und kinematographischen Registrierung des vestibulären Nystagmus unter verschiedenen Versuchsbedingungen. *Helv. Physiol. Acta*, 5, C 33, 1947.
- (64) Die Beeinflussbarkeit des postrotatorischen Augennystagmus durch propriozeptive Halsreflexe beim Kaninchen. *Helv. Physiol. Acta* 5, 430, 1947.
- (65) — Das Verhalten des perrotatorischen Augennystagmus beim Kaninchen bei Drehung um nicht lotrechte Achsen. *Helv. Physiol. Acta* 6, 280, 1948.
- (66) — FORSTER, G. und SZABO, Th.: Postrotatorischer Nystagmus nach Ausschaltung der schrägen Augenmuskeln. *Helv. Physiol. Acta* 7, 305, 1949.
- (67) — SZABO, Th. und FORSTER, G.: Beitrag zur Methodik der Nystagmusregistrierung. (im Druck).
- (68) KÖLLNER, H.: Wandlungen und Fortschritte der Lehre von den physiolog. Grundlagen der räumlichen Orientierung. *Klin. Wschr.* 2, 1293, 1923.
- (69) — und HOFFMANN, P.: Der Einfluss des Vestibularapparates auf die Innervation der Augenmuskeln. *Arch. f. Augenheilk.* 90, 170, 1922.
- (70) LINDER, A.: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. Birkhäuser, Basel, 1945.
- (71) LORENTE DE NÒ, R.: Einiges zur Labyrinthphysiologie. *Acta otolaryng.* 11, 301 und 362, 1927.
- (72) — Ausgewählte Kapitel aus der vergleichenden Physiologie des Labyrinthes. *Erg. Physiol.* 32, 73, 1931.
- (73) — Analyse of the activity of the chains of internuncial neurons. *J. Neurophysiol.* 1, 207, 1938.
- (74) MACH, E.: Grundlinien von der Lehre von den Bewegungsempfindungen, Engelmann, Leipzig, 1875.
- (75) MAGNUS, R.: Körperstellung. Springer, Berlin, 1924.
- (76) — und KLEIJN, A. DE: Analyse der Folgezustände einseitiger Labyrinthexstirpation mit besonderer Berücksichtigung der Rolle der tonischen Halsreflexe. *Pflügers Arch.* 154, 178, 1913.

- (77) — — Funktion des Bogengangs- und Otolithenapparates bei Säugern. Hdb. d. normalen und path. Physiol. Bd. XI, 1926.
- (78) MAIER, M. und LION, H.: Experimenteller Nachweis der Endolymphbewegung im Bogengangsapparat des Ohrlabyrinthes bei adaequater und kalorischer Reizung. Pflügers Arch. 187, 47, 1921.
- (79) MEYERS, I. L.: Electronystagmographie. A graphic study of the action currents in nystagmus. Arch. Neur. 21, 901, 1929.
- (80) MOWRER, O. H., RUCH, T. C. und MILLER, N. E.: The corneo-retinal potential difference as the basis of galvanometric method of recording eye movements. Am. J. Physiol. 114, 423, 1936.
- (81) PURKINJE, J.: Beiträge zur näheren Kenntniss des Schwindels aus heautognostischen Daten. Med. Jahrb. 6, 79, 1820.
- (82) QUIX, F. H.: The function of the vestibular organ and the clinical examination of the otolithic apparatus. J. of laryngol. and otology. 40, 425, 493, 1925.
- (83) ROHRER, F.: Zur Theorie der Drehreizung des Bogengangsapparates. Schweiz. Med. Wschr. 52, 669, 1922.
- (84) — und MASUDA, T.: Physikalische Vorgänge im Bogengangsapparat und im Statolithenapparat. Hdb. d. normalen und path. Physiol. Bd. XI, 1926.
- (85) SANCHEZ-CALVO, R. und MONNIER, M.: L'influence des excitations vestibulaires rotatoires sur la mimique faciale et les oreilles du lapin. Helv. Physiol. Acta, 1, 381, 1943.
- (86) SCHATZMANN, M.: Kinematographische Analyse vestibulärer Kompensationsmechanismen am ruhenden Auge und beim postrotatorischen Nystagmus. Diss. Zürich, 1943.
- (87) SCHILLING, R.: Ein Beitrag zur Funktion des Vestibularapparates. Arch. f. Ohren-, Nasen- und Halsheilk. 104, 120, 1919.
- (88) — und GAEDE, W.: Über die Strömung der Endolymph im Vestibularapparat. Arch. f. Ohren-, Nasen- und Halsheilk. 110, 1 und 6, 1922.
- (89) SCHMALTZ, G.: Versuche zu einer Theorie des Erregungsvorganges im Ohrlabyrinth. Pflügers Arch. 207, 125, 1925.
- (90) SHERRINGTON, C. S.: Observations on the scratchreflex in the spinal dog. J. Physiol. 34, 1, 1908.
- (91) — Flexion reflex of the limb, crossed extension reflex and reflex stepping and standing. J. Physiol. 40, 28, 1910.
- (92) SPIEGEL, E. A.: Experimentalstudien am Nervensystem; der Mechanismus des labyrinthären Nystagmus, Z. f. Hals-, Nasen-, und Ohrenheilk. 25, 200, 1929.
- (93) STEINHAUSEN, W.: Über die Sichtbarmachung und Funktionsprüfung der Cupula terminalis in den Bogengangsampullen des Labyrinthes. Pflügers Arch. 217, 747, 1927.
- (94) — Über die histologische Struktur der Cupula terminalis in den Bogengängen des Labyrinths. Z. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. 7, 513, 1928.
- (95) — Über den Nachweis der Bewegung der Cupula in der intakten Bogengangsampulle des Labyrinths bei der natürlichen und rotatorischen Reizung. Pflügers Arch. 228, 322, 1931.
- (96) — Über die Wittmaaksche Turgor- und Drucktheorie und die Mach-Breuersche Theorie der Verlagerung der Cupula terminalis in den Bogengängen des Vestibularapparates. Arch. f. Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilk. 132, 134, 1932.
- (97) — Über die Beobachtungen der Cupula in den Bogengangsampullen des Labyrinths des lebenden Hechts. Pflügers Arch. 232, 500, 1933.
- (98) — Über die durch die Otolithen ausgelösten Kräfte. Pflügers Arch. 235, 538, 1935.
- (99) — Das Bogengangssystem des inneren Ohres als Wahrnehmungsorgan für Drehungen. Veröffentlichungen der Reichsstelle für den Unterrichtsfilm. C. 323, 1939.

- (100) TOPOLANSKI, A.: Das Verhalten der Augenmuskeln bei zentraler Reizung. v. Graefes Arch. 46, 452, 1898.
- (101) ULRICH, H.: Die Funktion der Otolithen geprüft durch direkte mechanische Beeinflussung des Utriculusotolithen am lebenden Hecht. Pflügers Arch. 235, 545, 1935.
- (102) UEXKÜLL, V.J.: Die Physiologie des Seeigelstachels. Z. Biol. 39, 73, 1900 oder zusammenfassend: Gesetz der gedehnten Muskeln. Hdb. d. normalen und path. Physiol. Bd. IX, 1929.
- (103) WERNER, C.F.: Das Labyrinth. Thieme, Leipzig 1940.
- (104) WITTMACK, K.: Über den Tonus der Sinnesendzellen des Innenohres III. Mitt. Der Tonus der Sinnesendzellen als Grundlage des Erregungsvorganges bei pressorischer, rotatorischer, kalorischer und galvanischer Reizung. Arch. f. Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. 120, 256, 1929.
-

Sonderabdruck aus der
Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich
XCV (1950)

Redaktor: Prof. Dr. Hans Steiner, Zoologisches Institut der Universität Zürich